

**KAHDENKYMMENTENYHDEN KOIRARODUN  
PERINNÖLLINEN MONIMUOTOISUUS JA ERILAISTUMINEN**

Jonna Jäntti

Maisterintutkielma

Helsingin yliopisto

Maataloustieteidenlaitos

Kotieläinten jalostustiede

2013

Tiedekunta/Osasto — Fakultet/Sektion — Faculty <b>Maatalous-metsätieteellinen tiedekunta</b>		Laitos — Institution — Department <b>Maataloustieteiden laitos</b>	
Tekijä — Författare — Author <b>Jonna Jäntti</b>			
Työn nimi — Arbetets titel — Title <b>Kahdenkymmenen yhden koirarodun perinnöllinen monimuotoisuus ja erilaistuminen</b>			
Oppiaine — Läroämne — Subject <b>Kotieläintiede</b>			
Työn laji — Arbetets art — Level <b>Maisterintutkielma</b>		Aika — Datum — Month and year <b>Lokakuu 2013</b>	Sivumäärä — Sidoantal — Number of pages <b>51</b>
Tiivistelmä — Referat — Abstract <p>Tämän tutkimuksen tavoitteena oli selvittää koirarotujen perinnöllistä monimuotoisuutta ja rotujen välisiä perinnöllisiä eroja. Lisäksi suomalaisia rotuja tarkasteltiin tarkemmin. Tutkimuksessa käytettiin Finnzymes Oy:ltä saatua mikrosatelliittimerkkeihin perustuvaa genotyyppiaineistoa, joka oli alun perin kerätty polveutumismäärityksiä varten. Tämä aineisto oli genotyyppitetty 18:lla mikrosatelliittilokuksella. Tutkimuksessa oli mukana 500 yksilöä. Roduittain otokset vaihtelivat välillä 5-49. Rodut edustivat kahdeksaa eri FCI:n roturyhmää.</p> <p>Rotujen sisäisestä monimuotoisuudesta kertova alleelirikkaus vaihteli lokuksittain välillä 1,4-6,4. Keskiarvojen perusteella alleelirikkaus oli suurinta suomenlapinkoiralla ja pienintä bokserilla.</p> <p>Kaikkien rotujen kaikki mikrosatelliittilokukset olivat tilastollisesti merkitsevästi Hardyn-Weinbergin tasapainossa. Havaittu heterotsygotia-aste oli suurin lapinporokoiralla (0,76) ja pienin bokserilla (0,42).</p> <p>Rotujen välistä geneettistä etäisyyttä kuvaavien Fst-arvojen perusteella suurin etäisyys oli bokserin ja cavalier kingcharlesinspanielin välillä (0,39) ja pienin etäisyys oli lapinporokoiran ja chihuahuan välillä (0,07). Nei'n D<sub>A</sub>-etäisyyksistä suurin (0,58) oli bokserin ja cavalier kingcharlesinspanielin välillä. Pienin etäisyys (0,18) oli puolestaan chihuahuan ja coton de tulearin, chihuahuan ja jackrusselinterrierin, chihuahuan ja suomenlapinkoiran, coton de tulearin ja jackrusselinterrierin sekä jackrusselinterrierin ja suomenlapinkoiran välillä.</p> <p>Suomalaisista roduista karjalankarhukoiralla oli eniten populaation homotsygotiasta kertovia positiivisia Fis -arvoja (12 kpl) ja suurin keskiarvo. Lapinporokoiralla oli eniten populaation heterotsygotiasta kertovia negatiivisia Fis -arvoja (13 kpl) ja pienin keskiarvo. Kytkeytyneitä alleeleita oli eniten lapinporokoiralla (58 kpl) ja vähiten suomenajokoiralla (16 kpl). Suomalaisen rotujen teholliset populaatiokoot vaihtelivat välillä 65-81. Suurin oli suomenlapinkoiralla ja pienin karjalankarhukoiralla.</p> <p>Tutkimuksessa nousivat esille suomenlapinkoira suuren perinnöllisen monimuotoisuutensa vuoksi ja bokseri vähäisen monimuotoisuutensa vuoksi. Yleensä tapahtumat rotujen jalostushistoriassa ja perustajayksilöiden määrä ovat todennäköisesti olleet vaikuttamassa monien rotujen perinnölliseen monimuotoisuuteen.</p>			
Avainsanat — Nyckelord — Keywords <b>Perinnöllinen monimuotoisuus, mikrosatelliitti, koirarodut, geneettiset etäisyydet, alleelirikkaus, heterotsygotia-aste, tehollinen populaatiokoko, kytkentäepätasapaino</b>			
Säilytyspaikka — Förvaringsställe — Where deposited <b>Maataloustieteiden laitos</b>			
Muita tietoja — Övriga uppgifter — Further information <b>Työtä ohjasivat Kari Elo ja Marjatta Säisä</b>			

# SISÄLLYS

<b>1 JOHDANTO.....</b>	<b>4</b>
<b>2 KATSAUS KIRJALLISUUTEEN .....</b>	<b>5</b>
<b>2.1 Koirien historiaa.....</b>	<b>5</b>
<b>2.2 Koirarotujen erilaistuminen .....</b>	<b>6</b>
<b>2.3 Mikrosatelliitit .....</b>	<b>8</b>
<b>2.4 Populaatioiden sisäinen rakenne ja genomiikka.....</b>	<b>8</b>
2.4.1 Alleeli –ja genotyyppifrekvenssit .....	9
2.4.2 Alleelirikkaus.....	10
2.4.3 Heterotsygotia.....	10
2.4.4 Fis -arvot .....	11
2.4.5 KytKentäepäatasapaino .....	11
2.4.6 Tehollinen populaatiokoko.....	12
<b>2.5 Populaatioiden väliset geneettiset erot .....</b>	<b>12</b>
2.5.1 Fst -arvot.....	12
2.5.2 Nei'n $D_A$ -etäisyydet.....	13
<b>3 TUTKIMUKSEN TAVOITTEET .....</b>	<b>14</b>
<b>4 AINEISTO JA MENETELMÄT .....</b>	<b>14</b>
<b>4.1 Valitut rodut .....</b>	<b>14</b>
<b>4.2 Valitut yksilöt .....</b>	<b>15</b>
<b>4.3 Genotyyppitys .....</b>	<b>17</b>
<b>4.4 Käytetyt ohjelmat ja kaavat.....</b>	<b>19</b>

<b>5 TULOKSET JA TULOSTEN TARKASTELU .....</b>	<b>22</b>
<b>5.1 Koirarotujen sisäinen geneettinen monimuotoisuus .....</b>	<b>22</b>
5.1.1 Alleelirikkaus .....	22
5.1.2 Heterotsygotia ja Hardyn-Weinbergin tasapaino .....	24
<b>5.2 Koirarotujen väliset geneettiset etäisyydet .....</b>	<b>29</b>
5.2.1 Fst -arvot .....	29
5.2.2 Nei'n $D_A$ -etäisyydet .....	31
<b>5.3 Suomalaisten koirarotujen geneettinen monimuotoisuus .....</b>	<b>35</b>
5.3.1 Fis -arvot .....	35
5.3.2 KytKentäepätasapaino .....	37
5.3.3 Teholliset populaatiokoot .....	38
5.3.4 Suomalaisten rotujen väliset geneettiset etäisyydet .....	39
<b>5.4 Tulosten tarkastelu aineiston ja rotujen jalostushistorian perusteella .....</b>	<b>41</b>
<b>6 JOHTOPÄÄTÖKSET .....</b>	<b>44</b>
<b>KIITOKSET .....</b>	<b>46</b>
<b>LÄHTEET .....</b>	<b>47</b>

## 1 JOHDANTO

Koira oli todennäköisesti ensimmäinen ihmisen kesyttämä kotieläin, joka kesytettiin jo ihmisten metsästys- ja keräilykulttuurin aikana (Vila ym. 1999). Nykyään koirasta on jalostettu satoja eri rotuja. Suurin osa näistä on pieniä, suljettuja populaatioita. Tämän vuoksi sukusiitoksen esiintyminen roduissa on yleistä. Sukusiitos on haitallista, koska se muun muassa heikentää elinvoimaa ja lisääntymisominaisuuksia. Sukusiitosta ei voida kuitenkaan välttää pienissä populaatioissa, jos rodut halutaan säilyttää puhtaina. Jalostustoiminnan kannalta onkin tärkeää saada tietoa rotujen perinnöllisestä monimuotoisuudesta.

Perinnöllistä monimuotoisuutta voidaan tutkia DNA –näytteistä saadun tiedon perusteella. Tutkimuksissa voidaan käyttää apuna esimerkiksi mikrosatelliitteja, jotka toimivat genomin rakennetta kuvaavina merkkeinä. Genomisen tiedon lisääntyä eliöiden perimän selvittäminen on tullut yhä helpommaksi. Tätä genomista tietoa voidaan helposti käyttää hyväksi koirarotujen geneettisen monimuotoisuuden määrittämisessä. Saatua tietoa voidaan hyödyntää esimerkiksi eri rotujen jalostustoiminnassa.

## 2 KATSAUS KIRJALLISUUTEEN

Erilaisia koirarotuja on yhteensä arvioitu olevan olemassa 300-1000 (Lesk 2007). Kaikki nämä ovat polveutuneet alun perin vain yhdestä lajista, harmaasudesta (Vilà ym. 2007). Eri rodut ovat muotoutuneet hämmästyttävän erilaisiksi ulkonäöltään ja luonteeltaan. Alun perin suurinta osaa koiraroduista on käytetty johonkin työhön. Myöhemmin koirien ulkonäkö on saanut suuremman painoarvon. Koirarotujen erilaisuus johtuu juuri jalostustyöstä ja intensiivisestä valinnasta, minkä tuloksena on saatu aikaan ulkonäöltään toisistaan niin poikkeavia rotuja (Parker ym. 2004). Koska tietyn ulkomuodon ihannoiminen on mennyt jalostuksessa terveyden edelle, monet rodut kärsivät terveysongelmista (Karlsson ja Lindblad-Toh 2008). Monien rotujen kohdalla niiden ulkonäön muokkaamisesta halutunlaiseksi on tullut harrastus. Toisaalta monien rotujen harrastajat vaalivat vielä alkuperäisiä käyttötarkoituksia, kuten paimennusta, metsästystä tai vartiointia. Eri koirarodut ovat yleensä suljettuja populaatioita, jotka voidaan erottaa geneettisesti toisistaan (Parker ym. 2004).

### 2.1 Koirien historiaa

Kaikki koirat ovat alun perin polveutuneet harmaasudesta. Eri koirarodut ovat ulkonäöltään hyvin vaihtelevia ollakseen samaa lajia, mutta luotettavat molekyyligeneettiset tutkimukset ovat osoittaneet, että kaikkien koirarotujen taustalla on ainoastaan susi (Vilà ym. 2007).

Vilàn ym. (2007) ja von Holdtin ym. (2010) tutkimusten mukaan koirat ovat lähtöisin Aasian mantereelta. Koirarotujen synnylle ei ole saatu selville kuitenkaan mitään tiettyä aluetta. Koirien ja susien DNA-sekvenssejä vertaamalla koirat ovat jaettavissa neljään ryhmään (Vila ym. 1999). Tämän mukaan susia kesytettiin eri paikoissa eri aikoina. Onkin todennäköistä, että eri alueilla ja erilaisissa olosuhteissa oli tarvetta tietynlaisille rotutyypeille, jotka yleistyivät kyseisillä alueilla. Eräs vaihtoehto on, että susien ja koirien välistä risteytymistä tapahtui monena peräkkäisenä jaksena (Vila ym. 1999). Koirien kesyttämisen ajankohtaa on yritetty selvittää muun muassa tutkimalla milloin koirien ja susien DNA –sekvenssit ovat eronneet toisistaan (Vilà ym. 2007). Tutkimusten mukaan koirilla on monipuolinen alkuperä ja taustalla on useampi susipopulaatio (Vila ym. 1999).

Koirien domestikaation aikana on ollut kaksi populaation pullonkaulaa, jolloin populaation yksilöiden määrä on rajoittunut ja vähentynyt (Karlsson ja Lindblad-Toh 2008). Tällöin vain jäljelle jääneiden yksilöiden geenit ovat muodostaneet pohjan tuleville sukupolville. Ensimmäinen

pullonkaula oli, kun koira kesytettiin yli 15 000 vuotta sitten (Vilà ym. 2007). Sudet tottuivat ehkä ennen kesyttämistään ihmisen läsnäoloon oleskelemaan leirien läheisyydessä ruoan tähteiden toivossa. Lopulta ihminen kesytti suden todennäköisesti siksi, että sudesta oli apua muun muassa metsästyksessä. On myös arvioitu, että susia hyödynnettiin niiden lihan ja turkisten vuoksi. Ne myös havaitsivat lähestyvän vaaran ennen ihmisiä. Myöhemmin kesyn koiran monipuolisia ominaisuuksia on hyödynnetty hyvin laajasti. Koiria käytetään muun muassa paimennuksessa, poliisikoirana, opaskoirana sekä seuralaisena (Vila ym. 1999).

Ihmisen seurassa sudet eivät enää tarvinneet välttämättä ominaisuuksia, joita vaadittiin villiltä petoeläimeltä luonnossa selviytymiseen. Kesytettyjen susien ominaisuuksissa tapahtui ratkaiseva muutos, kun ihmiset todennäköisesti suosivat seuralaisekseen tietynlaisia, kuten kesyjä ja yhteistyökykyisiä yksilöitä (Vila ym. 1999).

## 2.2 Koirarotujen erilaistuminen

Toinen pullonkaula koirien domestikaatiossa on ollut modernien rotujen muodostuessa viimeisten 500 vuoden aikana (Vilà ym. 2007). Tänä aikana rotumääritelmien noudattaminen jalostuksessa on karsinut pois yksilöitä, jotka eivät ole määritelmän mukaisia. Jalostukseen käytettävien yksilöiden määrä roduittain on pienentynyt, minkä vuoksi monissa roduissa esiintyy paljon sisäsiitosta.

Myös erilaiset katastrofit, kuten maailmansodat, ovat aiheuttaneet monien rotujen pullonkauloja. Esimerkiksi ensimmäisen maailmansodan jälkeen Euroopassa arvioidaan olleen jäljellä ainoastaan viisi leonberginkoira, joista nykyisen leonbergipopulaation on arveltu saaneen alkunsa (Ostrander ja Kruglyak 2000).

Nykyiset modernit rodut ovat kontrolloidun jalostuksen tulosta viktoriaaniselta aikakaudelta (noin 1830 - 1900) (von Holdt ym. 2010). Erilaiset rotujärjestöt määrittivät tarkasti, millaisia eri rotujen tuli olla. Tällöin useimpien rotujen geneettiset poolit sulkeutuivat. Rotuihin ei enää otettu rodun ulkopuolelta uusia yksilöitä, jotka olisivat tuoneet uutta geeniperimää populaatioihin.

Rekisteröitävien koirien vanhempienkin tuli aina olla jo rekisteröityjä (Parker ym. 2004).

Jotkin rodut poikkeavat sukujuuriltaan 1800-luvulla kehittyneistä moderneista roduista. Nämä rodut ovat alkuperältään niin sanottuja ”vanhoja rotuja”. Ne ovat jo varhain eriytyneet omiksi roduikseen. Tällaisia rotuja ovat esimerkiksi basenji, afgaaninvinttikoiri, samojedinkoiri, saluki,

kaanaankoina, Uuden Guinean laulava koina, dingo, chow chow, shar pei, akita, alaskanmalamuutti, siperianhusky ja Amerikan eskimokoina (von Holdt ym. 2010).

Koirarodut ovat erilaistuneet lyhyessä ajassa rotumääritelmien noudattamisen seurauksena (Parker ym. 2004). Valitsemalla tietynlaisia yksilöitä tiettyihin rotuihin ovat koirien kasvattajat saaneet muokatuksi rotujen edustajista yhtenäisen näköisiä (Webster ja Karlsson 2009). Koirien ruumiin koon, turkin värin ja laadun, jalkojen pituuden ja rakenteen vaihtelu eri koiraroduilla on seurausta tietyn fenotyypin aikaan saavien geenien jakautumisen vaihtelusta (von Holdt ym. 2010). Valinnan seurauksen myös tietyn rodun edustajat ovat pääsääntöisesti luonteeltaan samankaltaisia ja soveltuvat samaan käyttötarkoitukseen.

Jotkin rodut ovat jakautuneet vielä rodun sisällä pienempiin ryhmiin esimerkiksi värin, käyttötarkoituksen tai turkin laadun perusteella. Esimerkiksi tanskandogit ovat jakautuneet turkin värin perusteella keltaiseen ja tiikerinjuovaiseen, siniseen sekä mustaan ja harlekiiniin. Näitä eri väriyrymiä jalostetaan pääasiassa niin, että eri värejä ei sekoiteta keskenään (Suomen Tanskandoggi ry 2013). Tosin joissakin roduissa väreillä ei ole niin suurta merkitystä ja erivärisiäkin yksilöitä voidaan parittaa keskenään. Turkin laadun perusteella esimerkiksi mäyräkoirat jaetaan lyhytkarvaisiin, karkeakarvaisiin ja pitkäkarvaisiin. Joissakin roduissa ovat puolestaan esimerkiksi käyttö – ja näyttelylinjaiset koirat erikseen. Tällaisissa roduissa eri linjoja edustavat koirat poikkeavat ulkomuotonsa puolesta toisistaan. Käyttölinjaiset koirat ovat yleensä kevytrakenteisempia, kuin näyttelylinjaiset. Muun muassa labradorinnoutajilla tällainen jakautuminen kahteen eri linjaan on tapahtunut.

FCI (Fédération Cynologique Internationale eli kansainvälinen koiranjalostusliitto) jakaa koirarodut 10 roturyhmään maantieteellisen alkuperän, ulkomuodon ja käyttötarkoituksen perusteella (Kropatsch ym. 2010). Ryhmät ovat järjestyksessä lammas- ja karjakoirat (ryhmä 1), pinserit, snautserit, molossityyppiset ja sveitsinpaimenkoirat (ryhmä 2), terrierit (ryhmä 3), mäyräkoirat (ryhmä 4), pystykorvat ja alkukantaiset koirat (ryhmä 5), ajavat ja jäljestävät koirat (ryhmä 6), kanakoirat (ryhmä 7), noutajat, ylös ajavat koirat ja vesikoirat (ryhmä 8), seura- ja kääpiökoirat (ryhmä 9) sekä vinttikoirat (ryhmä 10). Koiraroduille on olemassa myös muita ryhmittelyperusteita.



## 2.3 Mikrosatelliitit

Mikrosatelliitit ovat 1-5 emäksen toistojaksoja DNA:ssa, jotka toistuvat 10-100 kertaa. Niitä voidaan käyttää merkkeinä, joiden esiintymistä ja vaihtelevuutta genomissa voidaan tutkia. Mikrosatelliitteja on löydetty kaikista tutkituista eliöistä (Valle 1993). Mikrosatelliitteja esiintyy tasaisesti koko eukaryoottien genomissa, mutta niitä on todettu olevan eniten niin sanotuilla ei-koodaavilla alueilla (Hancock 1995).

Mikrosatelliiteissa on paljon vaihtelevuutta, minkä vuoksi ne soveltuvat hyvin geneettisiksi merkeiksi. Mitä pidempiä toistojaksot ovat, sitä enemmän mutaatioita on mahdollista tapahtua ja sitä enemmän mikrosatelliiteissa on vaihtelua (Litt ja Luty 1989). Mikrosatelliittien muuntelu perustuu niiden toistojaksojen määrän lisääntymiseen tai vähenemiseen. Ihmisellä mikrosatelliittien mutaationopeuden on todettu olevan yhtä lokusta kohti  $1,2 * 10^{-3}$  mutaatiota sukupolvessa (Weber ja Wong 1993). Koirilla vastaava luku on  $1,1 * 10^{-2} - 3,9 * 10^{-3}$  (Francisco ym. 1996).

Todennäköisesti yleisin mikrosatelliittien mutaatioita aiheuttava tekijä on niin sanottu lipeäminen. Tällöin DNA-polymeraasin lipeämisen seurauksena DNA-juosteet pariutuvat väärin mikrosatelliittialueella. Toinen syy mikrosatelliittien mutaatioille liittyy DNA-molekyylien rekombinaatioon (Goldstein ja Schlötterer 1999).

Mikrosatelliittilokukset ovat hyödyllisiä työkaluja tutkittaessa rotujen suhdetta toisiinsa ja niiden viimeaikaista evoluutiota (Ostrander ja Wayne 2005). Toisilleen sukua olevilla yksilöillä jotkin tai kaikki alleelit ovat samanlaisia mikrosatelliittilokuksissa. Jos yksilöt eivät ole sukua toisilleen, niillä ei ole samanlaisia alleeleja. Mutaatioista johtuen alleelit tosin voivat olla samanlaiset (Brown 1999).

## 2.4 Populaatioiden sisäinen rakenne ja genomiikka

Koirien jalostuksessa valinnan sivutuotteena joissakin roduissa esiintyy perinnöllisiä sairauksia. Tämä johtuu sukusiitosasteen kohoamisesta. Korkea sukusiitosaste johtaa populaation homotsygotia-asteen nousemiseen, jolloin haitallisten resessiivisten geeniyhdistelmien muodostumisen todennäköisyys kasvaa, mikä heikentää muun muassa elinvoimaa ja hedelmällisyyttä. Korkea sukusiitosaste voi johtua esimerkiksi vain harvojen näyttelyissä tai metsästyskokeissa menestyneiden eläinten suosimisesta (Webster ja Karlsson 2009). Varsinkin suositut urokset pääsevät helposti levittämään omaa geeniperimäänsä populaatioon, jolloin populaation geeniperimä voi yksipuolistua (Ostrander ja Kruglyak 2000). Ongelmia voi ilmetä

myös, jos eläinten rakenne on jalostuksen mukana ajautunut sellaiseksi, että se haittaa eläimen terveyttä. Esimerkiksi lyhytkuonoisilla koirilla voi olla kallon rakenteen takia hengitysvaikeuksia. Koirien jalostus voi johtaa myös epätoivottuihin korrelaatioihin. Jos yritetään jalostaa jotain tiettyä piirrettä, voi sen rinnalle ilmaantua jokin ei-toivottu ominaisuus, joka periytyy yhdessä jalostettavan ominaisuuden kanssa (Price 2002).

### 2.4.1 Alleeli –ja genotyypifrekvenssit

Alleelifrekvenssillä tarkoitetaan tietyn alleelin osuutta populaation kaikista alleeleista tietyssä lokuksessa. Genotyypifrekvenssi kertoo jonkin genotyypin osuuden populaation kaikista genotyypeistä.

Hardyn-Weinbergin (Hardy 1908, Weinberg 1908) yhtälö kuvaa populaation alleeli –ja genotyypifrekvenssien välisiä suhteita:

$$f(AA)=p^2 \quad f(Aa)=2pq \quad f(aa)=q^2, \quad p + q = 1,$$

missä p on alleelin A frekvenssi ja q on alleelin a frekvenssi.

Jos populaatio on Hardyn-Weinbergin tasapainotilassa alleeli –ja genotyypifrekvenssit pysyvät samoina sukupolvesta toiseen. Tällöin parituminen on satunnaista, sukupolvet eivät ole päällekkäisiä, populaation koko on hyvin suuri, ei tapahdu mutaatioita, migraatiota eikä valintaa. Käytännössä mikään kotieläinpopulaatio ei ole kuitenkaan tällainen. Jos Hardyn-Weinbergin tasapainoyhtälö ei toteudu, on tapahtunut jotain edellä mainituista tekijöistä.

Koirien genomissa Hardyn-Weinbergin tasapainotila ei yleensä toteudu, koska paritus ei yleensä ole satunnaista. Myös eläinten tuonti ja vienti vaikuttavat tähän tasapainotilaan. Koirarotujen genomista on huomattu, että alleelien frekvenssit luonnehtivat rotuja, kuten esimerkiksi Parkerin ym. (2010) mikrosatelliittimerkkeihin perustuvissa tutkimuksissa. Valinnan tuloksena koirarotujen geeni- ja genotyypifrekvenssit vaihtelevat populaatioissa siten, että haluttuihin ominaisuuksiin liittyvät geenit ja siten näihin ominaisuuksiin liittyvät genotyypit yleistyvät. Suurimmissa populaatioissa sattuma ei pääse vaikuttamaan yhtä paljon, kuin pienemmissä. Tällöin myös Hardyn-Weinbergin tasapainotila on suurempi suuremmissa populaatioissa.

Parra ym. (2008) saivat kahdenkymmenen yhden mikrosatelliittilokuksen tutkimuksessaan alleelien määräksi yhdessä lokuksessa keskimäärin 6,5 tutkiessaan viittä espanjalaista koirarotua. Kang ym. (2009) tutkivat viittä eteläkorealaista rotua 14 mikrosatelliittilokuksen avulla. Heidän tutkimuksessaan rotujen kesimääräinen alleelien määrä lokusta kohti vaihteli välillä 7,7-15,4.

Irionin ym. (2003) 28 koirarodun tutkimuksessa keskimäärin 27 % sadasta mikrosatelliittimerkistä ei ollut Hardyn-Weinbergin tasapainossa. Arvot vaihtelivat välillä 11 % - 43 % eri roduissa.

## **2.4.2 Alleelirikkaus**

Alleelirikkaus kuvaa erilaisten alleelien eli geenimuotojen määrää tietyssä otoskoossa. Koska tunnusluku on otoskoolla korjattu, erikokoisia populaatioita voidaan vertailla keskenään (Frankham ym. 2002). Esimerkiksi mikrosatelliitteja tutkittaessa voidaan määrittää alleelien määrä lokuksittain. Mitä enemmän erilaisia alleleja esiintyy eli mitä suurempi on alleelirikkaus tutkittavassa otoksessa, sitä monimuotoisempi populaatio on kyseessä. Matala alleelirikkaus ei yleensä ole toivottava asia, koska tällöin muuntelua on vain vähän.

## **2.4.3 Heterotsygotia**

Heterotsygotia-asteella voidaan kuvata populaation geneettistä monimuotoisuutta. Korkea heterotsygotia-aste on toivottava ominaisuus, koska monimuotoisuus lisää elinvoimaisuutta. Heterotsygootilla yksilöllä on tietyssä lokuksessa kaksi eri muotoa alleelistä. Homotsygootilla on puolestaan kaksi samaa muotoa alleelistä samassa lokuksessa. Havaitun heterotsygotian ollessa odotettua heterotsygotiaa pienempi, on populaatiossa todennäköisesti tapahtunut sukusiitosta. Jos havaittu heterotsygotia on odotettua suurempi, on jalostuksessa onnistuttu välttämään sukusiitosta tai populaation koko on muuten tarpeeksi suuri välttyäkseen sukusiitokselta. Tällöin populaatiossa on voitu tehdä esimerkiksi tarkoituksellista risteyttämistä. Rodussa on voinut tapahtua myös ulkosiitosta, esimerkiksi rotuun otettujen uusien yksilöiden muodossa. Jos rotu on jakautunut alapopulaatioihin, esimerkiksi värin perusteella, on näiden alapopulaatioiden sisällä heterotsygotia-aste pienempi verrattuna rotuun kokonaisuutena. Populaatio on Hardyn-Weinbergin lain mukaisessa tasapainossa, jos odotettu –ja havaittu heterotsygotia-aste ovat yhtä suuret (Frankham ym. 2002).

Irionin ym. (2003) tekemässä 28 rodun mikrosatelliittiaineistoon perustuvassa tutkimuksessa havaittu heterotsygotia oli keskimäärin 0,62. Arvo vaihteli välillä 0,39-0,76 eri rotujen kesken.

Leroy ym. (2009) tutkivat 61 rotua 21 mikrosatelliitin perusteella ja saivat havaituksi heterotsygotia-asteeksi keskimäärin myös 0,62. Tämä vaihteli rotujen kesken välillä 0,37-0,77. Kangin ym. (2009) viiden rodun tutkimuksessa käytettiin 14 mikrosatelliittimerkkiä. Odotettu heterotsygotia-aste vaihteli välillä 0,71 - 0,85 rotujen kesken. Havaittu heterotsygotia vaihteli puolestaan välillä 0,65 - 0,78.

#### **2.4.4 Fis –arvot**

Fis –arvot (Wright 1965) kertovat populaation heterotsygotian vajauksesta tai ylijäämästä. Fis –arvon ollessa nolla hetero –ja homotsygoottien yksilöiden määrät populaatiossa ovat Hardyn-Weinbergin tasapainossa. Jos Fis –arvo on positiivinen populaatiossa esiintyy odotettua enemmän homotsygotiaa. Tällöin voi olettaa, että populaatiossa esiintyy sukusiitosta. Jos taas Fis –arvo on negatiivinen populaatiossa esiintyy odotettua enemmän heterotsygotiaa.

Parra ym. (2008) tutkivat viittä espanjalaista koirarotua kahdenkymmenen yhden mikrosatelliittimerkin avulla ja saivat tutkimuksessaan Fis-arvot, jotka vaihtelivat välillä -1,5 % - 4,4 %. Morera ym. (1999) tutkivat viittä espanjalaista koirarotua mikrosatelliittien perusteella ja saivat kaikille lokuksille keskimääräiseksi Fis-arvoksi 8,5 %.

#### **2.4.5 Kytkentäepätasapaino**

Kytkentäepätasapainossa samassa kromosomissa olevat alleelit sijaitsevat niin lähellä toisiaan, että ne periytyvät yhdessä sukupolvelta toiselle odotettua useammin. Tällöin kyseisessä kohdassa ei synny tekijäinvaihduntaa eikä myöskään uusia alleeliyhdistelmiä (Frankham ym. 2002).

Kytkentäepätasapaino voi johtua esimerkiksi perustajayksilöiden pienestä määrästä, valinnasta, satunnaisajautumisesta sekä populaation geneettisistä pullonkauloista. Mikäli populaatiossa esiintyy kytkentäepätasapainoa, on sen sukusiitosaste todennäköisesti kohonnut.

Monet kytkentäepätasapainoa aiheuttavat tekijät toteutuvat koirarotujen populaatioissa tai siihen vaikuttavia tapahtumia on ollut koirien jalostushistoriassa. Tämän vuoksi koirien genomissa esiintyy paljon kytkentäepätasapainoa (Björnerfeldt 2007).

## 2.4.6 Tehollinen populaatiokoko

Tehollinen populaatiokoko ( $N_e$ ) kertoo populaation niiden yksilöiden määrän, jotka tuottavat seuraavan sukupolven (Franklin 1980). Tehollinen populaatiokoko on tällöin pienempi, kuin itse populaatio. Tehollisella populaatiolla voidaan kuvata näin ollen jalostuspohjan laajuutta ja populaation geneettistä monimuotoisuutta. Tehollisen populaatiokoon suuruuteen vaikuttavat epätasainen sukupuolijakauma, päällekkäiset sukupolvet, sukusiitos, populaatiokoon vaihtelu sukupolvittain ja vaihtelu jälkeläisten määrässä. Populaation tehollista populaatiokokoa voidaan arvioida usealla eri tavalla, esimerkiksi heterotsygotia-asteiden perusteella. Tehollisen populaatiokoon tulisi olla mahdollisimman suuri. Koon tulisi olla vähintään 50 yksilöä, jotta säilytetään hyvät lisääntymisominaisuudet ja vältetään lyhyen aikavälin sukusiitostaantuma (Franklin 1980). Kun tehollinen populaatiokoko on 50 yksilöä, sukusiitosaste nousee yhden prosentin sukupolvea kohti. 5000 yksilön tehollisella populaatiokoolla voidaan säilyttää populaation evolutiivinen potentiaali (Lande 1995). Koiraroduilla on yleensä pienet teholliset populaatiokoot (Calboli ym. 2008). Calbolin ym. (2008) tutkimuksessa kymmenen koirarodun teholliset populaatiokoot vaihtelivat välillä 17-114. Näistä viiden rodun teholliset populaatiokoot olivat alle 50 yksilöä.

## 2.5 Populaatioiden väliset geneettiset erot

### 2.5.1 $F_{st}$ -arvot

$F_{st}$  -arvot (Wright 1965) kuvaavat populaatioiden välistä geneettistä erilaisuutta.  $F_{st}$  -arvot kuvaavat sitä muuntelun osuutta kokonaismuuntelusta, joka johtuu populaatioiden välisistä eroista.  $F_{st}$  -arvot vaihtelevat nollan ja ykkösen välissä. Arvo on nolla, jos populaatioiden väliset erot perustuvat yksilöiden välisiin eroihin. Arvon ollessa yksi, muuntelu perustuu populaatioiden välisiin eroihin.  $F_{st}$  -arvojen laskenta perustuu odotettuihin heterotsygotia-asteisiin.  $F_{st}$  -arvolla voidaan määrittää populaatioiden välisiä geneettisiä eroja, jos populaatiossa on kaksi alleelia per lokus.  $F_{st}$  -arvoa vastaava  $G_{st}$  -arvo on yleistys geneettisistä eroista.  $G_{st}$  -arvoja laskettaessa populaatiossa alleeleja on  $n$  kpl per lokus (Nei 1973).

Irion ym. (2003) tutkivat 28 koirarotua ja saivat keskimääräiseksi  $F_{st}$ -arvoksi kaikille lokuksille ja roduille 0,23. Parkerin ym. (2004) tutkimuksessa oli mukana 85 koirarotua. He tutkivat rotujen välisiä geneettisiä suhteita mikrosatelliittien ja SNP-merkkien avulla ja saivat

mikrosatelliittiaineistossa Fst-arvoksi keskimäärin 0,27 ja SNP-aineistossa 0,33. Kangin ym. (2009) viiden rodun tutkimuksessa Fst-arvot vaihtelivat välillä 0,029-0,142.

### 2.5.2 Nei'n $D_A$ -etäisyydet

Geneettisellä etäisyydellä voidaan kuvata yleisesti populaatioiden tai lajien välisiä geneettisiä eroavaisuuksia. Geneettisten etäisyyksien laskemiseksi on olemassa useita erilaisia tapoja. Nei'n  $D_A$  -etäisyydet ovat mikrosatelliittiaineistolle sopiva menetelmä, koska ne eivät ole riippuvaisia mutaatiomallista (infinite allele model IAM tai stepwise mutation model SMM), jonka mukaisesti eri mikrosatelliiteissa on eroja (Takezaki ja Nei 1996). Nei'n  $D_A$  -etäisyydet perustuvat alleelifrekvensseihin (Nei ym. 1983).  $D_A$  -etäisyyksiä määritettäessä tarkastellaan kuinka eri alleelien frekvenssit vaihtelevat tutkittavissa otoksissa (Nei ym. 1983).

Geneettisiä etäisyyksiä voidaan havainnollistaa fylogeneettisellä puulla eli dendrogrammilla. Puiden muodostamiseen on olemassa useita eri tapoja. Tässä tutkimuksessa rotujen etäisyydet on kuvattu neighbor-joining puulla käyttäen  $D_A$  -etäisyyksiä (Saitou ja Nei 1987). Takezakin ja Nein (1996) mukaan  $D_A$  -etäisyydet ja myös  $D_C$  - (chord distance) etäisyydet ovat parhaita menetelmiä, kun halutaan selvittää fylogeneettisen puun yleisrakennetta.  $D_A$  -etäisyyksien käyttäminen soveltuu hyvin tähän tutkimukseen, koska menetelmä ei ole riippuvainen tutkimuksessa käytettävien otosten koosta (Kalinowski 2002). Tässä tutkimuksessa monen populaation otokset olivat melko pieniä. Puudiagrammin avulla voidaan kuvata populaatioiden suhteellisia etäisyyksiä toisistaan. Puussa etäällä toisistaan olevat rodut ovat myös geneettisesti kaukana toisistaan. Tällöin ensimmäisenä haarautuneet ryhmät ovat varhaisimmin eriytyneet omiksi populaatioikseen ja geneettinen etäisyys niiden ja muiden populaatioiden välillä on suurin. Puun oksien pituudella voidaan kuvata geneettisiä etäisyyksiä. Mitä pidempiä puun oksat ovat, sitä enemmän populaatio poikkeaa muista populaatioista. Bootstrap -menetelmällä testataan puun oksien haarautumisen todennäköisyyttä (Efron 1982, Felsenstein 1985). Jos bootstrap-luku on esimerkiksi yli 50 tarkoittaa se yli 50 % todennäköisyyttä. Tällöin populaation sijoittuminen tiettyyn kohtaan on melko varmaa.

Kang ym. (2009) tutkivat viittä koirarotua ja saivat Nei'n geneettisen etäisyyden arvot väliltä 0,300-0,699. Kim ym. (2000) saivat kahdeksan mikrosatelliittilokuksen tutkimuksessaan yhdentoista Itä-Aasialaisen koirarodun Nei'n  $D_A$  -arvot väliltä 0,084-0,324.

Yleisesti läheistä sukua olevilla roduilla on lyhyt etäisyys toisistaan. Myös perinnöllisesti monimuotoisilla roduilla voi olla geneettisesti lyhyt etäisyys toisistaan, koska tällaisten rotujen

perimässä on todennäköisemmin samoja alleeleja kuin muilla. Vastaavasti rodut, joiden välillä on suuri etäisyys, ovat kaukaista sukua toisilleen ja/tai ne ovat perinnöllisesti vähemmän monimuotoisia.

### **3 TUTKIMUKSEN TAVOITTEET**

Tutkimuksen tavoitteena oli tutkia koirarotujen sisäistä perinnöllistä monimuotoisuutta ja rotujen välisiä perinnöllisiä eroja mikrosatelliittiaineiston avulla. Lisäksi suomalaisia rotuja tarkasteltiin hieman tarkemmin.

### **4 AINEISTO JA MENETELMÄT**

Tässä tutkimuksessa käytetty mikrosatelliittiaineisto saatiin Finnzymes Oy:ltä. Tämä aineisto on alun perin kerätty polveutumismäärittelyä ja DNA-tunnisteita varten.

#### **4.1 Valitut rodut**

Tutkimuksessa oli mukana yhteensä 12 koirarotua: amerikanakita, bokseri, bordercollie, cairnterrieri, karjalankarhukoira, lapinporokoira, lhasa apso, sileäkarvainen noutaja, suomenajokoira, suomenlapinkoira, tanskandoggi ja venäjänvinttikoira (taulukko 1). Tanskandoggi on jakautunut vielä rodun sisällä kolmeen eri väriyhmään: keltainen ja tiikerinjuovainen, musta ja harlekiini sekä sininen. Tässä tutkimuksessa tämä rotu on kuitenkin otettu kokonaisuutena, eikä eri väriyhmiä ole tarkasteltu erikseen. Aluksi tutkimuksessa oli mukana myös lyhytkarvainen mäyräkoira ja pinseri. Nämä jätettiin kuitenkin pois tutkimuksen edetessä, koska kyseisissä roduissa valittujen yksilöiden määrä jäi lopulta niin pieneksi, että niiden perusteella olisi ollut vaikea tehdä luotettavia johtopäätöksiä.

Suurin osa tutkimuksessa käytetyistä koiraroduista valittiin satunnaisesti eri roturyhmistä. Rotujen valinta perustui siihen, että mukaan tuli mahdollisimman erilaisia ja eri roturyhmistä peräisin olevia rotuja. Rotuotosten koko oli vähintään viisi yksilöä. Lisäksi mukaan otettiin neljä suomalaista koirarotua: suomenajokoira, karjalankarhukoira, suomenlapinkoira ja lapinporokoira. Mukana olivat siis suomenpystykorvaa lukuun ottamatta kaikki kotimaiset rotumme. Suomenajokoira ja

karjalankarhukoira ovat metsästyskoiria. Suomenajokoiraa käytetään lähinnä jäniksen ja ketun metsästyksessä. Karjalankarhukoira taas käytetään lähinnä suurriistan metsästykseseen. Suomenlapinkoira ja lapinporokoira ovat paimenkoiria, mutta nykyisin niitä pidetään myös seurakoirina (Suomen Kennelliitto ry 2013).

Tutkimuksessa oli FCI:n (Federation Cynologique Internationale) 10 :stä roturyhmästä mukana koiria 8:sta roturyhmästä: ryhmä 1. lammas –ja karjakoirat (bordercollie), ryhmä 2. pinserit, snautserit, molossityyppiset ja sveitsinpaimenkoirat (bokseri, tanskandoggi), ryhmä 3. terrierit (cairnterrieri), ryhmä 5. pystykorvat ja alkukantaiset koirat (amerikanakita, karjalankarhukoira, lapinporokoira, suomenlapinkoira), ryhmä 6. ajavat ja jäljestävät koirat (suomenajokoira), ryhmä 8 noutajat, ylösajavat koirat ja vesikoirat (sileäkarvainen noutaja), ryhmä 9. seura ja kääpiökoirat (lhasa apso) ja ryhmä 10. vinttikoirat (venäjänvinttikoirat). Ryhmästä 4. mäyräkoirat ja ryhmästä 7. kanakoirat ei loppujen lopuksi ollut yhtään rotua mukana. Lisäksi rotujen välisiä eroja laskettaessa mukana olivat myös yhdeksän rotua Elina Paakalan maisterintutkielman aineistosta: cavalier kingcharlesinspanieli, chihuahua, pitkäkarvainen collie, coton de tulear, jackrusselinterrieri, saksanpaimenkoira, schipperke, siperianhusky ja tiibetinspanieli (Paakala 2011).

## 4.2 Valitut yksilöt

Finnzymes Oy:n alkuperäisestä aineistosta valittiin tutkimukseen yksilöt, jotka eivät olleet keskenään sukua. Sukulaisuudet tarkistettiin neljän polven ajalta. Sukulaisuudet selvitettiin käyttäen apuna Suomen Kennelliiton KoiraNet –jalostustietojärjestelmää ja rakentamalla sukupuita Excel -ohjelmassa. Valittujen yksilöiden taustalla saattaa kuitenkin olla yhteisiä esivanhempia.

Tutkimuksessa myös eri rotuja koskevat otokset olivat melko pieniä, mikä vaikuttaa mahdollisesti tulosten luotettavuuteen. Valittujen yksilöiden määrä vaihteli paljon eri rotujen kesken (taulukko 1). Pienimmät otokset olivat 5 yksilöä ja suurin otos 40 yksilöä. Loppujen lopuksi valittuja yksilöitä oli yhteensä 142. Rotujen välisessä tarkastelussa olivat mukana myös yhdeksän rotua Elina Paakalan maisterintutkielmasta (2011). Paakalan aineistossa rotujen otoskoot vaihtelivat välillä 31-49 yksilöä.



Taulukko 1. Tutkimuksessa käytetyt rodut, rotujen FCI ryhmät, yksilöiden määrä roduittain sekä urosten ja naaraiden määrät sekä tuontikoirien määrät.

rotu	FCI	lukumäärä	urokset	nartut	tuontikoirat
amerikanakita	5	13	5	8	3
bokseri	2	5	3	2	2
bordercollie	1	13	8	5	7
cairnterrieri	3	13	7	6	4
cavalier kingcharlesinspanieli*	9	41	27	14	13
chihuahua*	9	35	26	9	10
collie, pitkäkarvainen*	1	35	26	9	8
coton de tulear*	9	49	22	27	14
jackrussellinterrieri*	3	53	32	21	16+13 rotuunottoa
karjalankarhukoira	5	6	4	2	
lapinporokoira	5	5	3	2	1
lhasa apso	9	8	6	2	3
saksanpaimenkoira*	1	43	20	23	11
schipperke*	1	31	16	15	13
sileäkarvainen noutaja	8	6	4	2	1
siperianhusky*	5	37	24	13	9
suomenajokoira	6	9	8	1	
suomenlapinkoira	5	40	26	14	2
tanskandoggi	2	13	7	6	4
tiibetinspanieli*	9	34	22	12	7
venäjänvinttikoira	10	11	8	3	4
yhteensä		500	304	196	132+13 rotuunottoa

\*= Rodut Elina Paakalan maisterintutkielmasta (2011).

### 4.3 Genotyypitys

Finnzymes Oy on genotyypittänyt koirien näytteitä genotyypityskiteillä. Yksi genotyypityskitti sisältää useita mikrosatelliittimerkkejä, jotka voidaan analysoida yhdessä elektroforeesijossa.

Tässä tutkimuksessa käytettiin kittiä Canine Genotypes™ Panel 1.1. Se sisältää yhteensä 18 mikrosatelliittimerkkiä: AHT121, AHT137 (Holmes ym. 1995), AHT171, AHT260, AHTk211, AHT253 (Breen ym. 2001), CXX279 (Ostrander ym. 1993), FH2054, FH2848 (Breen ym. 2001), INRA21 (Mariat ym. 1996), INU005 (AF421441), INU030 (AF421466), INU055 (AF421447), REN162C04, REN169D01, REN169O18 (Breen ym. 2001), REN247M23 ja REN54P11 (Mellersh ym. 2000) (taulukko 2). Lisäksi paneelissa on mukana Amelogenin-merkki (Salido ym. 1992). Amelogenin on Y-kromosomissa oleva merkki ja sen perusteella voidaan määrittää yksilön sukupuoli.

Genotyypitys tehtiin GeneMapper ohjelman versiolla 4.0 (Applied Biosystems, USA). Ohjelmassa kukin rotu oli omana projektinaan. Ohjelmalla voidaan analysoida DNA –näytteestä saatua genotyypitietoa.

Genotyypittäessä yksilöitä, tarkastettiin ohjelman tulkinat alleeleista ja korjattiin puuttuvat kohdat ohjelman avustuksella oman tulkinnan mukaan. Monia yksilöitä jätettiin pois tässä vaiheessa esimerkiksi näytteiden huonon laadun vuoksi, koska luotettavaa tulkintaa alleeleista ei voinut näissä tapauksissa tehdä. Tässä vaiheessa esimerkiksi lyhytkarvainen mäyräkoira jätettiin kokonaan pois, koska sen yksilömäärä kutistui vain neljään yksilöön.

Pinseri –rodussa oli paljon yksilöitä, joiden elektroferogrammit olivat liian epäselviä ja joidenkin merkkien kohdalla ei alleelien tunnistaminen ollut mahdollista, joten myös se jätettiin pois analyyseistä. Myös joiltakin muiden rotujen yksilöiltä puuttui tietoja alleeleista joidenkin lokusten kohdalta, mutta näitä puutoksia oli niin vähän, että yksilöt pidettiin mukana tutkimuksessa.

Taulukko 2. Tutkimuksessa käytetyt mikrosatelliittimerkit.

mikrosat.	forward-aluke	reverse-aluke	°C	krom.	pituus
AHT121	TATTGCGAAT GTCAGTGCTT	ATAGATACAC TCTCTCTCCG	59	13	80-116
AHT137	TACAGAGCTCTT AACTGGGTCC	CCTTGCAAAG TGTCATTGCT	52	11	128-155
AHTh171	CTCACCAGGCAT AGACACTCAG	CTCATTTGTT CACGCACCC	53	6	217-235
AHTh260	CGCTATACCC ACACCAGGAC	CCACAGAGGA AGGGATGC	69	16	230-253
AHTK211	TTAGCAGCCG AGAAATACGC	ATTCGCCCGA CTTTGGCA	63	26	83-95
AHTk253	CTCAAAGGCG TTCTTTCCAG	GCACATGGAG GACAAGCAC	56	23	280-297
CXX279	TGCTCAATGA AATAAGCCAGG	GGCGACCTTC ATTCTCTGAC	55 tai 59	22	111-130
FH2054	GCCTTATTCATT GCAGTTAGGG	ATGCTGAGTTT TGAACCTTCCC	58	12	147-176
FH2848	CAAAACCAAC CCATTCACCTC	GTCACAAGGAC TTTTCTCCTG	56	2	226-242
INRA21	ATGTAGTTGAGAT TTCTCCTACGG	TAATGGCTGATT TATTTGGTGG	60	21	85-100
INU005	CTTTCTACCAG CAAGGTTAC	TTCCCATTTA ATTGCCTCT	58	33	104-132
INU030	GGCTCCATGCT CAAGTCTGT	CATTGAAAGG GAATGCTGGT	58	12	141-154
INU055	CCAGGCGTCC CTATCCATCT	GCACCACTTTG GGCTCCTTC	60	10	195-208
REN162C04	TTCCCTTTGCTTTA GTAGTAGGTTTTG	TGGCTGTATTC TTTGGCACA	56	7	198-211
REN169D01	AGTGGGTTTGC AAGTGGAAC	AATAGCACATC TTCCCCACG	56	14	196-219
REN169O18	CACCCAACCT GTCTGTTCCCT	ACTGTGTGAG CCAATCCCTT	60	29	153-170
REN247M23	TGGTAACACC AAGGCTTTCC	TGTCTTTTCCA TGGTGGTGA	56	15	266-278
REN54P11	GGGGGAATTAAC AAAGCCTGAG	TGCAAATTCTG AGCCCCACGT	55	18	222-243

mikrosat. = mikrosatelliittimerkki, °C = kiinnittymislämpötila,

krom. = kromosomi, pituus = nukleotidien pienin ja suurin lukumäärä PCR-tuotteissa

#### 4.4 Käytetyt ohjelmat ja kaavat

Genotyyppitiedostoja käsiteltiin Genepop -ohjelmalla (versio 4.2, Raymond ja Rousset 1995), jolla pystytään laskemaan erilaisia populaatiogenetiikan tunnuslukuja, muun muassa alleelifrekvenssejä. Genepop:lla voidaan myös kääntää tietyssä muodossa oleva tiedosto toisille tutkimuksessa käytettäville ohjelmille sopivaan muotoon. Käytettyjä ohjelmia olivat Arlequin (versio 3.1, Excoffier ja Lischer 2010), Fstat (versio 2.9.3.2, Goudet 1995) ja Dispan (Ota 1993). Dispan – ohjelmaa käytettäessä tiedostoa ei voitu kääntää suoraan Genepop:lla, koska ohjelmassa käytetään alleelifrekvenssi –tiedostoa. Alleelifrekvensseistä tarkistettiin kaikkien merkkien kohdalta kaikkien yksilöiden alleelifrekvenssien summautuminen ykköseen (tai ainakin välille 0,9989-1,0011).

Alleelirikkaudet ( $R_s$ ) laskettiin Fstat –ohjelmalla (versio 2.9.3.2, Goudet 1995). El Mousadik’n ja Petit’n (1996) kuvaaman kaavan avulla. Tämä kaava perustuu Hurlbertin (1971) kaavaan eläinlajien odotetulle määrälle. Menetelmän periaatteena on estimoida alleelien odotettua määrää ”alaotoksessa”, joka on kooltaan  $2n$ :

$$R_s = \sum_{i=1}^{n_i} \left[ 1 - \left( \frac{2N - N_i}{2n} \right) / \left( \frac{2N}{n} \right) \right],$$

missä  $n$  on pienimmän populaation yksilömäärä,  $n_i$  on pienimmän populaation alleelien määrä,  $N$  on tutkittujen geenien määrä ja  $N_i$  on alleelin  $i$  määrä  $2N$ :ssä.

Heterotsygotia-asteet laskettiin Arlequin –ohjelmalla (versio 3.1, Excoffier ja Lischer 2010).

Havaittu heterotsygotia ( $H_H$ ) laskettiin jakamalla heterotsygoottien yksilöiden määrä ( $h$ ) kaikkien otoksen yksilöiden määrällä ( $n$ ):

$$H_H = h/n$$

Odotettu heterotsygotia ( $H_O$ ) laskettiin kaavalla:

$$H_O = 1 - \sum_{i=1}^k p_i^2$$

missä  $k$  on haplotyyppien määrä ja  $p_i$  on  $i$ :nnen alleelin frekvenssi lokuksessa (Nei 1978).

Arlequin –ohjelma käyttää odotetulle heterotsygotialle ( $H_O$ ) kaavaa (Nei 1987):

$$H_O = n/(n-1) (1 - \sum_{i=1}^k p_i^2),$$

missä  $n$  on yksilöiden määrä,  $k$  on haplotyyppien määrä ja  $p_i$  on  $i$ :nnen alleelin frekvenssi lokuksessa.

Hardyn-Weinbergin tasapaino testattiin odotettujen ja havaittujen heterotsygotia-asteiden avulla.

Arlequin –ohjelma käyttää Guon ja Thompsonin (1992) menetelmää poikkeamien havaitsemiseksi Hardyn-Weinbergin tasapainotilasta. Riskitaso korjattiin vastaamaan 0,05 prosentin riskitasoa käyttämällä Sidakin korjausta (Sidak 1967):

$$p' \leq 1 - (1 - p)^{1/N},$$

missä  $p'$  on tutkimuskohtainen riskitaso,  $p$  testikohtainen riskitaso ja  $N$  testien lukumäärä. Testien lukumäärä on mikrosatelliittilokusten lukumäärä. Tässä tutkimuksessa oli mukana 18 mikrosatelliittia ja käytettiin  $p$ -arvoa 0,000237.

Kaikkien rotujen väliset  $F_{st}$  –arvot laskettiin Arlequin –ohjelmalla. Laskennassa käytettiin kaavaa (Weir ja Cockerham 1984):

$$F_{st} = (H_O - H_{Oka})/H_O,$$

missä  $H_O$  kuvaa Hardyn-Weinbergin tasapainon mukaisia odotettuja heterotsygotia-asteita koko populaatiossa ja  $H_{Oka}$  osapopulaatioiden Hardyn-Weinbergin tasapainon mukaisten odotettujen heterotsygotia-asteiden keskiarvoa.

Rotujen väliset Nei  $D_A$  –etäisyydet (Nei ym. 1983) laskettiin Dispan –ohjelmalla. Laskennassa käytettiin kaavaa (Nei ym. 1983):

$$D_A = \frac{1}{r} \sum_{j=1}^r (1 - \sum_{i=1}^{m_j} \sqrt{x_{ij}y_{ij}}),$$

missä  $x_{ij}$  ja  $y_{ij}$  ovat  $i$ :nnen alleelin frekvenssi  $j$ :nessä lokuksessa populaatioissa  $x$  ja  $y$ ,  $m_j$  on alleelien määrä  $j$ : nnessä lokuksessa ja  $r$  on tutkittujen lokusten määrä.

Dispan -ohjelmalla rakennettiin myös rotujen polveutumista kuvaava fylogeneettinen puu. Puun muodostus perustuu neighbor-joining menetelmään (Saitou ja Nei 1987).

Suomalaisten rotujen  $F_{IS}$  -arvot laskettiin Fstat -ohjelmalla Weirin ja Cockerhamin (1984) kuvaaman menetelmän mukaan kaavalla:

$$F_{IS} = (H_O - H_H) / H_O,$$

missä  $H_O$  kuvaa Hardy-Weinbergin tasapainon mukaisia odotettuja heterotsygotia-asteita osapopulaatioiden sisällä ja  $H_H$  koko populaation havaittua heterotsygotia-astetta.

Suomalaisten rotujen lokusten kytkentäepätasapaino laskettiin Arlequin -ohjelmalla. Ohjelma käyttää Slatkinin ja Excoffierin (1996) kuvaamaa tapaa testata kytkentäepätasapainoa. Testaus perustuu Hillin (1974) kehittämään testiin testata merkitsevää assosiaatiota alleelien välillä genotyyppifrekvenssien avulla.

Suomalaisten koirarotujen teholliset populaatiokoot laskettiin Excel-ohjelmalla. Laskemisessa käytettiin Nein (1987) kaavasta  $H_O = 4Nv / (1 + 4Nv)$ , johdettua kaavaa  $N = -H_O / (H_O - 4v)$ . Kaavassa  $H_O$  on odotettu heterotsygotia-aste,  $N$  on tehollinen populaatiokoko ja  $v$  on mikrosatelliittien mutaationopeus. Laskemisessa käytettiin koirien havaitun mikrosatelliittien mutaationopeuden  $1,1 * 10^{-2} - 3,9 * 10^{-3}$  (Francisco ym. 1996) pienimän ja suurimman arvon keskiarvoa 0,00745.

## 5 TULOKSET JA TULOSTEN TARKASTELU

### 5.1 Koirarotujen sisäinen geneettinen monimuotoisuus

#### 5.1.1 Alleelirikkaus

Alleelirikkaudet lokuksittain ja roduittain laskettiin pienimmän, viiden yksilön otoskoon mukaan. Alleelirikkauksia laskettaessa verrattiin muita otoksia tähän pienimpään otokseen. Alleelirikkaus oli suurinta suomenajokoiralla (6,4) lokuksessa INU055 ja pienintä (1,4) cairnterrierillä lokuksissa AHT260 ja CXX279 (taulukko 3). Verrattaessa rotuja keskenään alleelirikkaus oli suurinta lapinporokoiralla yhdessä lokuksessa, lhasa apsoilla, sileäkarvaisella noutajalla, suomenajokoiralla, tanskandogilla ja venäjänvinttikoiralla kahdessa lokuksessa, karjalankarhukoiralla kolmessa lokuksessa ja suomenlapinkoiralla viidessä lokuksessa. Alleelirikkaus oli pienintä amerikanakitalla, karjalankarhukoiralla ja tanskandogilla yhdessä lokuksessa, lapinporokoiralla ja venäjänvinttikoiralla kahdessa lokuksessa ja bokserilla, cairnterrierillä, sileäkarvaisella noutajalla ja suomenajokoiralla kolmessa lokuksessa. Keskiarvojen perusteella laskettaessa alleelirikkaus oli suurinta (4,1) suomenlapinkoiralla ja pienintä (2,7) bokserilla. Lokuksittain tarkasteltuna keskiarvojen perusteella alleelirikkaus oli suurinta (4,3) mikrosatelliittilokuksessa FH2054 ja pienintä (3,0) mikrosatelliittilokuksessa REN247M23.

Suomenlapinkoiran suurin alleelirikkaus saattaa todennäköisesti johtua siitä, että rodun rekisteri on vielä avoin (Lappalaishkoirat ry 2013). Tämän ansiosta rotuun tulee lisää geneettistä monimuotoisuutta. Bokserien pieneen alleelirikkauteen on mahdollisesti vaikuttanut populaation pieni perustajayksilöiden määrä (Suomen Bokseriyhdistys ry 2013).

Paakalan (2011) kymmenen koirarodun perinnöllistä monimuotoisuutta käsittelevässä maisterintutkielmassa alleelirikkaudet laskettiin 31 yksilön otoksen mukaisesti ja pienin alleelirikkaus yksittäisessä lokuksessa oli 2,0 ja suurin 9,9. Samassa tutkimuksessa alleelirikkaus vaihteli keskiarvojen perusteella välillä 3,4-7,0 alleelia/lokus (Paakala 2011).

Niskanen ym. (2012) laskivat suomalaisia koirarotuja käsittelevässä tutkimuksessaan alleelirikkauksia 24 (mikrosatelliittilokukset) ja 31 (DLA(dog leucocyte antigen) -lokukset) yksilön otoskoilla. Heidän tuloksissaan alleelirikkauksien keskiarvot vaihtelivat DLA-lokuksissa välillä 3,8-10. Pienin alleelirikkaus oli suomenajokoiran ruotsalaisessa populaatiossa ja suurin lapinporokoiralla. Mikrosatelliittilokuksissa alleelirikkaus vaihteli välillä 3,3-7,3. Pienin alleelirikkaus oli suomenpystykorvan ruotsalaisessa populaatiossa ja suurin suomenlapinkoiralla

(Niskanen ym. 2012). Omassa tutkimuksessani suomalaisten rotujen alleelirikkaudet vaihtelivat välillä 3,6-4,1. Vaihteluväli oli tällöin pienempi, kuin Niskasen ym. tutkimuksessa. Toisaalta myös otos koot olivat pienemmät tässä tutkimuksessa verrattuna Niskasen ym. tutkimukseen.

Taulukko 3. Alleelirikkaudet lokuksittain ja roduittain.

mikrosatelliitti	AA	BO	BOR	CAT	KK	LAP	LHA	SIL	SUA	SUL	TD	VV	Ka
AHT121	4,3	2,0	5,3	5,0	2,8	5,0	4,1	3,7	4,4	5,0	5,4	3,6	4,2
AHT137	3,5	3,0	3,9	4,6	3,8	3,0	4,1	4,0	4,3	5,7	4,2	2,5	3,9
AHT171	4,5	3,0	3,3	4,2	6,2	3,0	3,2	2,0	4,2	4,3	4,9	3,1	3,8
AHT260	2,0	4,0	3,6	1,4	3,0	3,0	4,1	2,0	4,7	5,2	3,4	3,6	3,3
AHTk211	3,2	3,0	3,4	2,9	2,0	4,0	2,6	3,8	3,8	2,7	2,9	2,9	3,1
AHTk253	2,3	2,0	3,6	3,5	4,0	3,0	2,5	2,8	3,9	4,1	3,0	4,4	3,3
CXX279	3,6	2,0	2,9	1,4	1,8	4,0	4,4	2,0	3,6	4,0	3,5	3,8	3,1
FH2054	3,9	4,0	3,4	4,9	4,0	5,0	4,7	2,8	4,2	4,7	5,2	4,3	4,3
FH2848	3,1	3,0	4,8	4,9	3,0	3,0	4,5	3,0	2,9	5,4	4,2	2,9	3,7
INRA21	4,0	2,0	3,5	3,7	4,5	2,0	3,8	4,7	3,5	3,3	3,2	4,2	3,5
INU005	2,6	3,0	4,2	2,0	3,8	2,0	4,7	2,8	2,9	4,3	3,7	2,5	3,2
INU030	3,7	2,0	3,7	3,5	4,7	5,0	4,1	2,0	4,0	2,9	1,8	2,7	3,3
INU055	4,0	3,0	2,5	2,9	2,0	3,0	4,4	1,8	6,4	3,2	6,3	2,7	3,5
REN162C04	3,3	2,0	4,0	2,9	2,8	4,0	3,9	3,8	1,9	4,6	4,5	3,6	3,4
REN169D01	2,0	2,0	3,8	3,4	4,0	3,0	3,1	3,0	3,9	4,4	3,3	3,4	3,3
REN169O18	3,5	3,0	4,0	3,9	4,5	5,0	4,1	4,0	5,1	4,0	2,8	2,9	3,9
REN247M23	3,0	2,0	3,7	2,9	3,8	4,0	3,6	2,0	1,6	3,2	2,0	3,7	3,0
REN54P11	2,8	3,0	3,5	3,3	4,3	4,0	3,7	3,0	3,8	3,0	3,8	4,6	3,6
Keskiarvo	3,3	2,7	3,7	3,4	3,6	3,6	3,9	3,0	3,8	4,1	3,8	3,4	

AA=amerikanakita, BO=bokseri, BOR=bordercollie, CAT=cairnterrieri, KK=karjalankarhukoira, LAP=lapinporokkoira, LHA=lhasa apso, SIL=sileäkarvainen noutaja, SUA=suomenajokkoira, SUL=suomenlapinkkoira, TD=tanskandoggi, VV=venäjänvinttikkoira, Ka=keskiarvo



### 5.1.2 Heterotsygotia ja Hardyn-Weinbergin tasapaino

Rotukohtaisesti keskiarvoja tarkastelemalla lähes kaikilla roduilla odotettu heterotsygotia-aste oli korkeampi, kuin havaittu heterotsygotia-aste (taulukko 4). Suomenajokoiralla ja bordercolliella havaitut ja odotetut heterotsygotiat olivat yhtä suuret, jolloin nämä rodut ovat tutkimuksen mukaan geneettisesti Hardyn-Weinbergin tasapainossa. Amerikanakitalla ja lapinporokoiralla havaitut heterotsygotiat olivat suuremmat kuin odotetut. Näiden rotujen otoksissa mukana olevat tuontikoirat (amerikanakita: 3/13, lapinporokoiria: 1/5), voivat kuitenkin lisätä heterotsygotian määrää otoksissa. Roduissa on voitu tehdä myös tarkoituksellista risteyttämistä tai on voinut tapahtua ulkosiitosta esimerkiksi uusien rotuun otettujen yksilöiden muodossa. Suurin havaittu heterotsygotia-aste keskiarvojen perusteella oli lapinporokoiralla (0,76) ja toiseksi suurin havaittu heterotsygotia oli suomenlapinkoiralla (0,70). Alhaisin havaittu heterotsygotia oli bokserilla (0,42) ja toiseksi alhaisin sileäkarvaisella noutajalla (0,52). Lapinporokoiran suurin havaittu heterotsygotia-aste johtuu todennäköisesti siitä, että rodun rekisteri on avoin ja rotu on siten säilyttänyt monimuotoisuutta.

Tanskandogin melko suureen havaittuun heterotsygotia-asteeseen saattaa vaikuttaa se, että tanskandoggi on jakautunut kolmeen eri väriryhmään (keltaiset ja tiikerinjuovaiset, mustat ja harlekiinit, siniset), joita kasvatetaan pääsääntöisesti omina ryhminään (Suomen Tanskandoggi ry 2013). Tässä tutkimuksessa tätä rotua on kuitenkin käsitelty kokonaisuutena, eikä ole tehty eroa eri väriryhmien suhteen. Otoksessa oli 8 musta-harlekiini väriryhmän koiraa ja 5 sinistä tanskandoggia. Tällöin heterotsygotia-aste saattaa virheellisesti näyttää todellisuutta suuremmalta, kuin mitä se olisi eri väriryhmien sisällä.

Paakala (2011) sai omassa maisterintutkielmassaan kymmenen koirarodun havaittujen heterotsygotia-asteiden keskiarvot väliltä 0,50-0,73. Niskasen ym. (2012) tutkimuksessa suomalaisten koirarotujen heterotsygotia asteet olivat välillä 0,33-0,80. Suurin heterotsygotia-aste oli suomenlapinkoiralla ja alhaisin suomenpystykorvan ruotsalaisella populaatiolla (Niskanen ym. 2012). Omassa tutkimuksessani suomalaisten koirarotujen havaittujen heterotsygotia-asteiden keskiarvot vaihtelivat välillä 0,56-0,76.

Hardyn-Weinbergin tasapainotestin tuloksia tarkasteltaessa käytettiin p-arvoa 0,000237, joka vastaa 0,05 % riskitasoa ( $p' \leq 1 - (1 - p)^{1/N}$ ) (taulukko 5). Tulosten perusteella mikään mikrosatelliittilokuksista ei poikennut tilastollisesti merkitsevästi Hardyn-Weinbergin tasapainosta koko tutkimuksen tasolla.

Taulukko 4. Odotetut (OH) ja havaitut (HH) heterotsygotia-asteet lokuksittain ja roduittain.

lokus	AA		BO		BOR		CAT		KK		LAP	
	H <sub>O</sub>	H <sub>H</sub>	H <sub>O</sub>	H <sub>H</sub>	H <sub>O</sub>	H <sub>H</sub>	H <sub>O</sub>	H <sub>H</sub>	H <sub>O</sub>	H <sub>H</sub>	H <sub>O</sub>	H <sub>H</sub>
AHT121	0,74	0,69	0,20	0,20	0,82	1,00	0,78	0,69	0,62	0,83	0,82	1,00
AHT137	0,66	0,62	0,69	0,40	0,72	0,62	0,81	0,92	0,76	0,67	0,69	1,00
AHTh171	0,80	0,92	0,64	0,40	0,51	0,46	0,71	0,77	0,83	0,67	0,51	0,60
AHTh260	0,41	0,38	0,73	0,80	0,69	0,62	0,08	0,08	0,51	0,60	0,60	0,80
AHTk211	0,58	0,62	0,69	0,80	0,59	0,46	0,45	0,54	0,53	0,17	0,78	0,60
AHTk253	0,28	0,31	0,20	0,20	0,72	0,69	0,70	0,69	0,78	0,80	0,64	0,80
CXX279	0,70	0,85	0,39	0,40	0,50	0,62	0,08	0,08	0,17	0,17	0,73	1,00
FH2054	0,66	0,58	0,53	0,60	0,51	0,53	0,82	0,67	0,78	0,60	0,84	1,00
FH2848	0,63	0,67	0,60	0,60	0,79	0,77	0,81	0,58	0,73	0,80	0,62	0,40
INRA21	0,73	0,92	0,36	0,40	0,58	0,69	0,74	0,69	0,76	0,83	0,36	0,40
INU005	0,44	0,38	0,51	0,40	0,78	0,77	0,37	0,31	0,71	0,50	0,53	0,80
INU030	0,72	0,54	0,36	0,40	0,72	0,85	0,68	0,77	0,82	0,50	0,76	0,80
INU055	0,65	0,69	0,38	0,20	0,39	0,31	0,64	0,77	0,56	0,20	0,60	0,80
REN162C04	0,68	0,67	0,36	0,00	0,72	0,69	0,65	0,54	0,62	0,33	0,64	0,80
REN169D01	0,37	0,46	0,36	0,40	0,67	0,69	0,71	0,62	0,71	0,80	0,64	0,40
REN169O18	0,65	0,85	0,51	0,60	0,72	0,77	0,69	0,62	0,67	0,50	0,76	0,60
REN247M23	0,48	0,58	0,36	0,40	0,72	0,69	0,64	0,75	0,76	0,67	0,82	1,00
REN54P11	0,60	0,85	0,73	0,40	0,62	0,54	0,64	0,69	0,58	0,50	0,80	0,80
keskiarvo	0,60	0,64	0,48	0,42	0,65	0,65	0,61	0,60	0,66	0,56	0,68	0,76
keskihajonta	0,14	0,19	0,18	0,20	0,12	0,16	0,23	0,23	0,16	0,23	0,13	0,21

Taulukko 4. jatkuu

lokus	LHA		SIL		SUA		SUL		TD		VV	
	H <sub>O</sub>	H <sub>H</sub>	H <sub>O</sub>	H <sub>H</sub>	H <sub>O</sub>	H <sub>H</sub>	H <sub>O</sub>	H <sub>H</sub>	H <sub>O</sub>	H <sub>H</sub>	H <sub>O</sub>	H <sub>H</sub>
AHT121	0,73	0,88	0,64	0,83	0,78	0,89	0,80	0,83	0,85	0,69	0,69	0,64
AHT137	0,71	0,75	0,77	0,83	0,75	0,89	0,86	0,88	0,70	1,00	0,57	0,82
AHTh171	0,58	0,38	0,30	0,33	0,71	0,89	0,74	0,75	0,82	0,77	0,52	0,55
AHTh260	0,67	0,75	0,41	0,50	0,79	0,78	0,83	0,65	0,71	0,77	0,58	0,73
AHTk211	0,43	0,50	0,71	0,83	0,75	0,78	0,58	0,78	0,62	0,77	0,63	0,36
AHTk253	0,34	0,25	0,53	0,17	0,76	0,33	0,75	0,75	0,53	0,46	0,78	0,73
CXX279	0,76	0,63	0,48	0,67	0,61	0,67	0,73	0,60	0,66	0,69	0,75	0,61
FH2054	0,77	0,63	0,44	0,33	0,74	1,00	0,80	0,90	0,84	0,62	0,79	0,55
FH2848	0,80	1,00	0,38	0,40	0,53	0,56	0,84	0,85	0,70	0,77	0,59	0,82
INRA21	0,60	0,50	0,79	0,67	0,73	0,78	0,65	0,68	0,61	0,62	0,77	0,73
INU005	0,83	1,00	0,44	0,33	0,58	0,67	0,75	0,73	0,63	0,62	0,52	0,64
INU030	0,71	0,63	0,41	0,50	0,71	0,56	0,55	0,58	0,21	0,23	0,54	0,55
INU055	0,76	0,75	0,17	0,17	0,90	0,56	0,55	0,60	0,90	0,77	0,45	0,36
REN162C04	0,78	0,88	0,71	0,33	0,29	0,33	0,78	0,75	0,81	0,69	0,72	0,64
REN169D01	0,44	0,50	0,71	0,50	0,61	0,33	0,77	0,70	0,64	0,69	0,68	0,64
REN169O18	0,74	0,50	0,80	0,67	0,81	0,89	0,69	0,65	0,61	0,54	0,61	0,45
REN247M23	0,73	0,88	0,47	0,60	0,11	0,11	0,46	0,40	0,52	0,77	0,58	0,64
REN54P11	0,70	0,50	0,71	0,67	0,76	0,89	0,59	0,50	0,76	0,62	0,81	0,73
keskiarvo	0,67	0,66	0,55	0,52	0,66	0,66	0,71	0,70	0,68	0,67	0,64	0,62
keskihajonta	0,14	0,21	0,19	0,22	0,19	0,25	0,12	0,13	0,16	0,16	0,11	0,14

AA=amerikanakita, BO=bokseri, BOR=bordercollie, CAT=cairnterrieri, KK=karjalankarhukoira, LAP=lapinporokoira, LHA=lhasa apso, SIL=sileäkarvainen noutaja, SUA=suomenajokoira, SUL=suomenlapinkoira, TD=tanskandoggi, VV=venäjänvinttikoiri

Taulukko 5. Mikrosatelliittilokusten Hardyn-Weinbergin tasapainotestin p-arvot roduittain korjattuina 0,05 % riskitasolle Sidakin (1967) korjauksella.

lokus	AA	BO	BOR	CAT	KK	LAP
AHT121	0,48	-	1,00	0,10	0,93	1,00
AHT137	0,63	0,15	0,31	0,93	0,40	1,00
AHT171	0,86	0,24	0,42	0,86	0,22	1,00
AHT260	0,67	0,87	0,44	-	1,00	1,00
AHTk211	0,73	0,87	0,11	1,00	0,15	0,29
AHTk253	1,00	-	0,53	0,06	0,73	0,88
CXX279	0,85	1,00	1,00	-	-	1,00
FH2054	0,37	1,00	0,77	0,04	0,30	1,00
FH2848	0,70	0,62	0,39	0,04	0,55	0,25
INRA21	1,00	1,00	0,95	0,39	0,83	1,00
INU005	0,40	0,34	0,37	0,52	0,23	1,00
INU030	0,04	1,00	0,89	0,88	0,09	0,87
INU055	0,83	0,11	0,04	0,91	0,24	1,00
REN162C04	0,60	0,12	0,52	0,25	0,15	1,00
REN169D01	1,00	1,00	0,43	0,19	0,87	0,24
REN169O18	0,99	1,00	0,81	0,41	0,10	0,33
REN247M23	1,00	1,00	0,38	0,55	0,39	1,00
REN54P11	0,99	0,14	0,35	0,81	0,51	0,66

Taulukko 5. jatkuu

lokus	LHA	SIL	SUA	SUL	TD	VV
AHT121	0,94	1,00	0,92	0,57	0,11	0,43
AHT137	0,77	0,47	0,96	0,63	1,00	0,98
AHT171	0,15	1,00	0,99	0,70	0,37	0,76
AHT260	0,91	1,00	0,60	0,00	0,77	1,00
AHTk211	1,00	0,94	0,71	0,97	0,95	0,09
AHTk253	0,20	0,03	0,01	0,19	0,37	0,16
CXX279	0,32	1,00	0,85	0,02	0,78	0,46
FH2054	0,27	0,27	1,00	0,96	0,01	0,04
FH2848	1,00	1,00	0,71	0,02	0,86	0,98
INRA21	0,36	0,40	0,75	0,72	0,71	0,31
INU005	1,00	0,28	0,85	0,21	0,60	0,86
INU030	0,36	1,00	0,08	0,14	1,00	0,62
INU055	0,62	-	0,01	0,91	0,08	0,27
REN162C04	0,88	0,03	1,00	0,34	0,28	0,02
REN169D01	1,00	0,17	0,04	0,22	0,66	0,52
REN169O18	0,02	0,14	0,91	0,32	0,42	0,15
REN247M23	0,73	1,00	-	0,04	1,00	0,86
REN54P11	0,22	0,31	0,91	0,13	0,10	0,19

AA=amerikanakita, BO= bokseri, BOR=bordercollie, CAT=cairnterrieri, KK=karjalankarhukoira, LAP=lapinporokoiri, LHA=lhasa apso, SIL=sileäkarvainen noutaja, SUA=suomenajokoiri, SUL=suomenlapinkoiri, TD=tanskandoggi, VV=venäjänvinttikoiri

## 5.2 Koirarotujen väliset geneettiset etäisyydet

### 5.2.1 Fst –arvot

Rotujen välisiä eroja tarkasteltaessa tutkimuksessa olivat mukana myös yhdeksän rotua Paakalan maisterintutkielmasta (2011). Suurin Fst-arvo oli bokserin ja cavalier kingcharlesinspanielin välillä (0,39). Toiseksi suurin Fst-arvo oli bokserin ja pitkäkarvaisen collien välillä (0,38). Pienin etäisyys oli lapinporokoiran ja chihuahuan välillä (0,07). Toiseksi pienin etäisyys oli chihuahuan ja coton de tulearin välillä (0,08). Eniten suurimpia Fst –arvoja muiden rotujen välillä oli bokserilla (14 rotua) ja eniten pienimpiä Fst –arvoja oli chihuahualla (11 rotua) (taulukko 6). Tässä aineistossa chihuahuan otoksessa oli myös jonkin verran tuontikoiria (29 %), mikä voi vaikuttaa monimuotoisuuden määrään. Suomenlapinkoiran ja lapinporokoiran välinen melko pieni etäisyys (0,10) selittyy sillä, että ne polveutuvat yhteisistä esivanhemmista (Lappalaishkoirat ry. 2013).

Tässä tutkimuksessa saatujen Fst -arvojen perusteella koirarotujen väliset erot olivat melko suuria verrattuna moniin muihin kotieläinlajeihin tai ihmiseen. Esimerkiksi Parkerin ym. (2004) mukaan ihmisrotujen välisiin eroihin perustuvissa tutkimuksissa Fst -arvot ovat vaihdelleet 0,05-0,10 välillä. Shah ym. (2013) tutkivat intialaisia nautarotuja ja saivat Fst –arvot väliltä 0,013-0,27. Paakalan maisterintutkielmassa (2011) koirarotujen väliset Fst –arvot vaihtelivat välillä 0,07-0,34.

Taulukko 6. Fst –arvot 21 koirarodun välillä.

	AA	BO	BOR	CAT	CAV	CHI	COL	COT	JAC	KK	LAP	LHA	SAK	SHI	SIL	SIP	SUA	SUL	TD	TI
VV	TI	TD	SUL	SUA	SIP	SIL	SHI	SAK	LHA	LAP	KK	JAC	COT	COL	CHI	CAV	CAT	BOR	BO	BO
0,25	0,23	0,23	0,19	0,26	0,18	0,31	0,21	0,26	0,25	0,25	0,24	0,19	0,19	0,33	0,17	0,32	0,25	0,25	0,31	0,31
0,29	0,28	0,29	0,20	0,30	0,25	0,31	0,26	0,27	0,31	0,27	0,29	0,21	0,24	0,38	0,19	0,39	0,31	0,26		
0,20	0,17	0,15	0,14	0,17	0,17	0,24	0,15	0,17	0,18	0,12	0,18	0,11	0,13	0,31	0,10	0,25	0,15			
0,21	0,21	0,18	0,15	0,17	0,17	0,27	0,14	0,26	0,23	0,19	0,21	0,17	0,13	0,31	0,12	0,26				
0,28	0,27	0,23	0,23	0,25	0,23	0,33	0,20	0,26	0,28	0,27	0,25	0,20	0,21	0,34	0,17					
0,13	0,18	0,11	0,09	0,13	0,11	0,15	0,10	0,12	0,16	0,07	0,16	0,09	0,08	0,24						
0,33	0,33	0,29	0,22	0,29	0,24	0,35	0,25	0,27	0,31	0,27	0,33	0,22	0,24							
0,16	0,18	0,14	0,12	0,13	0,11	0,21	0,14	0,17	0,19	0,14	0,17	0,10								
0,16	0,14	0,10	0,10	0,14	0,11	0,18	0,12	0,17	0,11	0,11	0,13									
0,19	0,17	0,17	0,14	0,20	0,15	0,28	0,16	0,23	0,16	0,15										
0,21	0,23	0,15	0,10	0,18	0,18	0,27	0,13	0,17	0,21											
0,20	0,17	0,17	0,15	0,23	0,16	0,18	0,19	0,24												
0,24	0,25	0,20	0,19	0,22	0,17	0,26	0,20													
0,16	0,21	0,15	0,15	0,17	0,14	0,22														
0,24	0,29	0,26	0,20	0,25	0,19															
0,16	0,20	0,19	0,12	0,17																
0,20	0,21	0,17	0,14																	
0,15	0,18	0,15																		
0,19	0,18																			
0,23																				

AA=amerikanakita, BO=bokseri, BOR=bordercollie, CAT=cairnsterrieri, CAV= cavalier kingcharlesinspanieli, CHI= chihuahua, COL= collie, pitkäkarvainen, COT= coton se tular, JAC= jackrusselinterrieri, KK=karjalankarhukoira, LAP=lapinporokkoira, LHA=lhasa apso, SAK= saksanpaimenkoira,SHI= schipperke, SIL=sileäkarvainen noutaja, SIP= siperianhusky, SUA=suomenajokkoira, SUL=suomenlapinkkoira, TD=tanskandoggi, TI= tiibetinspanieli, VV=venäjänvinttikkoira

### 5.2.2 Nei'n $D_A$ -etäisyydet

Nei'n  $D_A$ -etäisyydet vaihtelivat välillä 0,18-0,58. Pienin etäisyys oli chihuahuan ja coton de tulearin, chihuahuan ja jackrusselinterrierin, chihuahuan ja suomenlapinkoiran, coton de tulearin ja jackrusselinterrierin sekä jackrusselinterrierin ja suomenlapinkoiran välillä. Toiseksi pienin etäisyys oli chihuahuan ja schipperken välillä (0,21). Suurin etäisyys oli puolestaan bokserin ja cavalier kingcharlesinspanielin välillä. Toiseksi suurin etäisyys oli karjalankarhukoiran ja sileäkarvaisen noutajan välillä (0,56). Eniten suurimpia  $D_A$ -etäisyyksiä muiden rotujen välillä oli bokserilla (10 rotua) ja eniten pienimpiä  $D_A$ -etäisyyksiä oli chihuahualla (9 rotua) (taulukko 7).

Kangin ym. (2009) tutkimuksessa oli mukana 9-11 mikrosatelliittimerkkiä ja viisi koirarotua. Rotujen väliset Nei'n  $D_A$ -etäisyydet saatiin tässä tutkimuksessa väliltä 0,30-0,70. Rotujen väliset etäisyydet olivat suurempia tässä tutkimuksessa verrattuna omaan tutkimukseeni. Kim ym. (2000) saivat kahdeksan mikrosatelliittilokuksen tutkimuksessaan yhdentoista Itä-Aasialaisen koirarodun Nei'n  $D_A$ -arvot väliltä 0,08-0,32. Tässä tutkimuksessa rotujen väliset etäisyydet olivat pienempiä verrattuna omaan tutkimukseeni.



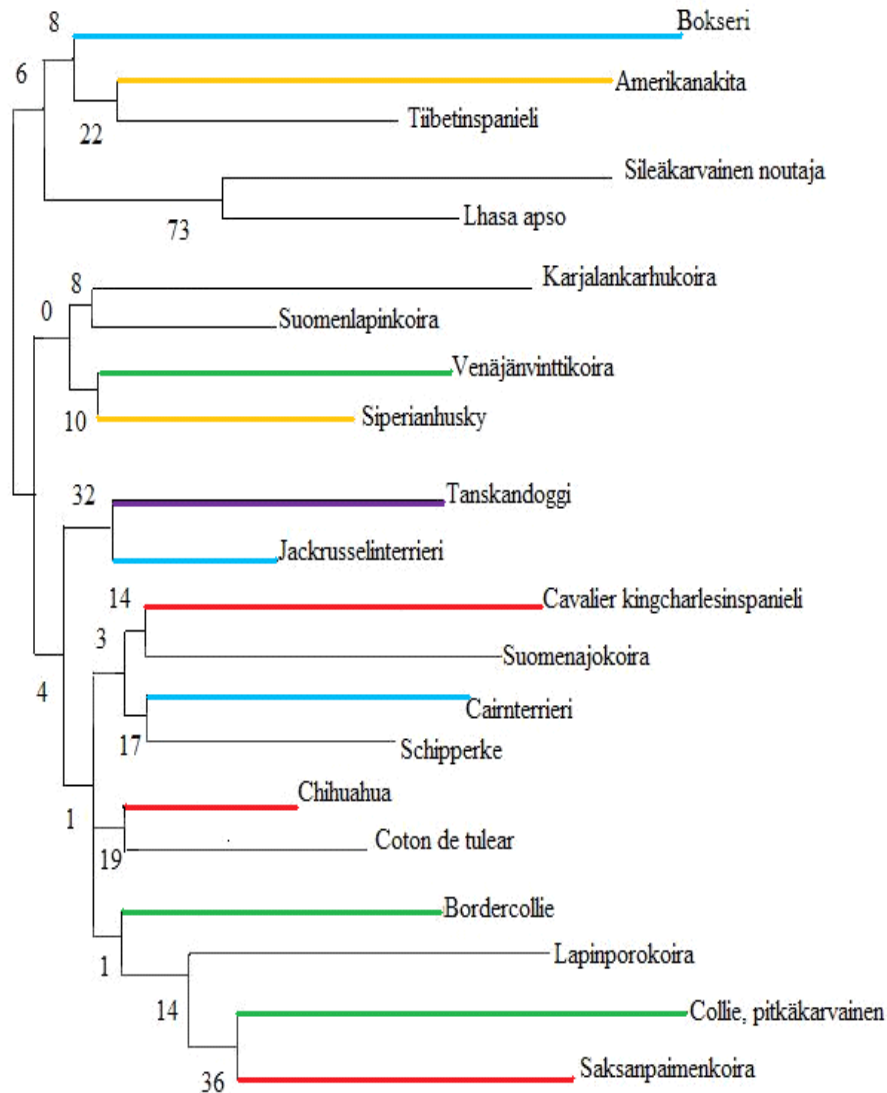
Taulukko 7. Nei'n ym. (1983) D<sub>A</sub> -etäisyydet 21 koirarodun välillä.

VV	TI	TD	SUL	SUA	SIP	SIL	SHI	SAK	LHA	LAP	KK	JAC	COT	COL	CHI	CAV	CAT	BOR	BO
0,44	0,40	0,47	0,39	0,51	0,36	0,52	0,42	0,50	0,44	0,53	0,47	0,38	0,39	0,50	0,37	0,49	0,48	0,46	0,49
0,52	0,48	0,51	0,41	0,49	0,49	0,50	0,47	0,46	0,56	0,45	0,50	0,39	0,44	0,54	0,42	0,58	0,48	0,45	
0,37	0,37	0,35	0,27	0,34	0,32	0,42	0,29	0,34	0,34	0,32	0,44	0,22	0,24	0,46	0,24	0,37	0,31		
0,41	0,39	0,39	0,31	0,35	0,35	0,47	0,29	0,45	0,42	0,43	0,39	0,32	0,27	0,48	0,28	0,38			
0,43	0,42	0,37	0,41	0,39	0,38	0,53	0,33	0,43	0,44	0,44	0,41	0,33	0,33	0,51	0,29				
0,32	0,34	0,30	0,18	0,31	0,24	0,36	0,21	0,26	0,33	0,27	0,38	0,18	0,18	0,40					
0,54	0,54	0,44	0,37	0,46	0,39	0,49	0,40	0,39	0,47	0,41	0,55	0,34	0,38						
0,30	0,35	0,29	0,24	0,32	0,24	0,41	0,27	0,29	0,36	0,34	0,38	0,18							
0,32	0,28	0,23	0,18	0,31	0,24	0,38	0,23	0,32	0,26	0,29	0,31								
0,42	0,38	0,41	0,30	0,47	0,36	0,56	0,36	0,48	0,41	0,41									
0,49	0,51	0,39	0,27	0,41	0,43	0,53	0,32	0,37	0,46										
0,41	0,31	0,38	0,32	0,53	0,34	0,33	0,40	0,44											
0,41	0,46	0,40	0,34	0,38	0,32	0,47	0,38												
0,33	0,36	0,32	0,26	0,36	0,31	0,44													
0,47	0,51	0,50	0,42	0,48	0,40														
0,32	0,36	0,39	0,22	0,37															
0,42	0,44	0,37	0,33																
0,30	0,33	0,31																	
0,41	0,40																		
0,40																			

AA=amerikanakita, BO=bokseri, BOR=bordercollie, CAT=cairnterrieri, CAV= cavalier kingcharlesinspanieli, CHI= chihuahua, COL= collie, pitkäkarvainen, COT= coton se tular, JAC= jackrusselinterrieri, KK=karjalankarhukoira, LAP=lapinporokoira, LHA=lhassa apso, SAK=saksanpaimenkoira,SHI= schipperke, SIL=sileäkarvainen noutaja, SIP= siperianhusky, SUA=suomenajokoira, SUL=suomenlapinkoira, TD=tanskandoggi, TI= tiibetinspanieli, VV=venäjänvinttikoiria

Nei'n ym. (1983)  $D_A$ -etäisyyksiä havainnollistavassa neighbor joining -menetelmällä rakennetussa fylogeneettisessä puussa voidaan havaita rotujen ryhmittyvän neljään ryhmään (kuva 1). Ensimmäisessä ryhmässä ovat bokseri, amerikanakita, tiibetinspanieli, sileäkarvainen noutaja ja lhasa apso. Nämä ovat tulosten mukaan eriytyneet muista roduista ensimmäisinä. Seuraavassa ryhmässä ovat karjalankarhukoira, suomenlapinkoira, venäjänvinttikoira ja siperianhusky. Kolmannessa ryhmässä ovat tanskandoggi ja jackrusselinterrieri. Neljännessä ryhmässä ovat kaikki loput rodut. Rotujen sijoittumisen todennäköisyyttä kuvaavat luvut ovat melko pieniä, minkä vuoksi saatuihin tuloksiin on suhtauduttava kriittisesti. Verrattaessa polveutumispuuta edellä saatuihin Nei'n  $D_A$ -etäisyyksiin, kaikki tulokset eivät näyttäisi menevän aivan samalla tavoin. Esimerkiksi suomenlapinkoira ja chihuahua ovat puussa melko etäällä toisistaan, mutta tulosten perusteella näiden rotujen välillä on yksi pienimmistä etäisyyksistä. Puun luotettavuuteen voivat vaikuttaa tutkimuksen rotuotosten pienet koot. Toisaalta bokserin suuret etäisyydet muihin rotuihin ja chihuahuan pienimmät etäisyydet voidaan myös puun perusteella päätellä.

Myös Parkerin ym. (2004) tutkimuksessa koirarotujen monimuotoisuutta oli tutkittu mikrosatelliittiaineiston perusteella. Parkerin ym. (2004) tulosten mukaan rodut voidaan Structure – ohjelmalla tehdyn ryhmittely-menetelmän perusteella jakaa viiteen eri ryhmään: vanhat rodut, paimenkoirat ja vinttikoirat, vuoristokoirat, mastiffit ja terrierit sekä modernit rodut. Parkerin ym. (2004) tutkimuksessa ja tässä tutkimuksessa oli osittain samoja rotuja, mutta rotujen ryhmittyminen ei tässä tutkimuksessa noudattanut Parkerin ym. (2004) esittämää ryhmittymistä.



-vanhat rodut

-paimenkoirat ja vinttikoirat

- vuoristokoirat

- mastiffit ja terrierit

- modernit rodut

Kuva 1. Fylogeneettinen puu tutkittujen koirarotujen polveutumisesta. Rotujen väliset etäisyydet perustuvat  $D_A$  -etäisyyksiin (Nei ym. 1983) ja neighbor-joining -menetelmään. Käytetyssä Bootstrap -menetelmässä puussa olevat numerot kertovat rotujen sijoittumisen todennäköisyydestä. Parkerin ym. (2004) esittämä ryhmittely on esitetty kuvassa eri väreillä.

## 5.3 Suomalaisen koirarotujen geneettinen monimuotoisuus

### 5.3.1 Fis-arvot

Positiivisia Fis –arvoja oli eniten karjalankarhukoiralla (12 lokusta). Positiiviset Fis –arvot viittaavat sukusiitokseen. Heterotsygotiasta kertovia negatiivisia Fis –arvoja oli eniten lapinporokoiralla (13 lokusta). Fis –arvojen suurin keskiarvo oli karjalankarhukoiralla (0,15) ja pienin lapinporokoiralla (-0,15) (taulukko 8).

Myös Niskasen ym. (2012) suomalaisia koirarotuja käsittelevässä mikrosatelliitteihin perustuvassa tutkimuksessa karjalankarhukoiran homotsygotia-aste todettiin korkeaksi. Karjalankarhukoiran sukusiittoisuuden taustalla on todennäköisesti pieni lähtöpopulaatio, josta rotu on saanut alkunsa (Suomen pystykorvajärjestö 2013). Rodun perinnölliseen monimuotoisuuteen on vaikuttanut myös metsästysominaisuuksiltaan ja ulkomuodoltaan hyvien yksilöiden suosiminen jalostuksessa (Niskanen ym. 2012).

Leroy ym. (2009) saivat mikrosatelliitteihin perustuvassa tutkimuksessaan 61 koirarodun heterotsygotia-asteen keskiarvoksi 0,38. Niskasen ym. (2012) tutkimuksessa todettiin rotujen heterotsygotia-asteen vaihtelevan välillä 0,30-0,40. Tämän tutkimuksen mukaan suomalaisten rotujen heterotsygotia-aste on siis lähellä rotujen yleistä keskiarvoa. Paakalan maisterintutkielmassa (2011) rotujen Fis -arvot vaihtelivat välillä -0,02-0,09.

Taulukko 8. Suomalaisten rotujen Fis –arvot lokuksittain.

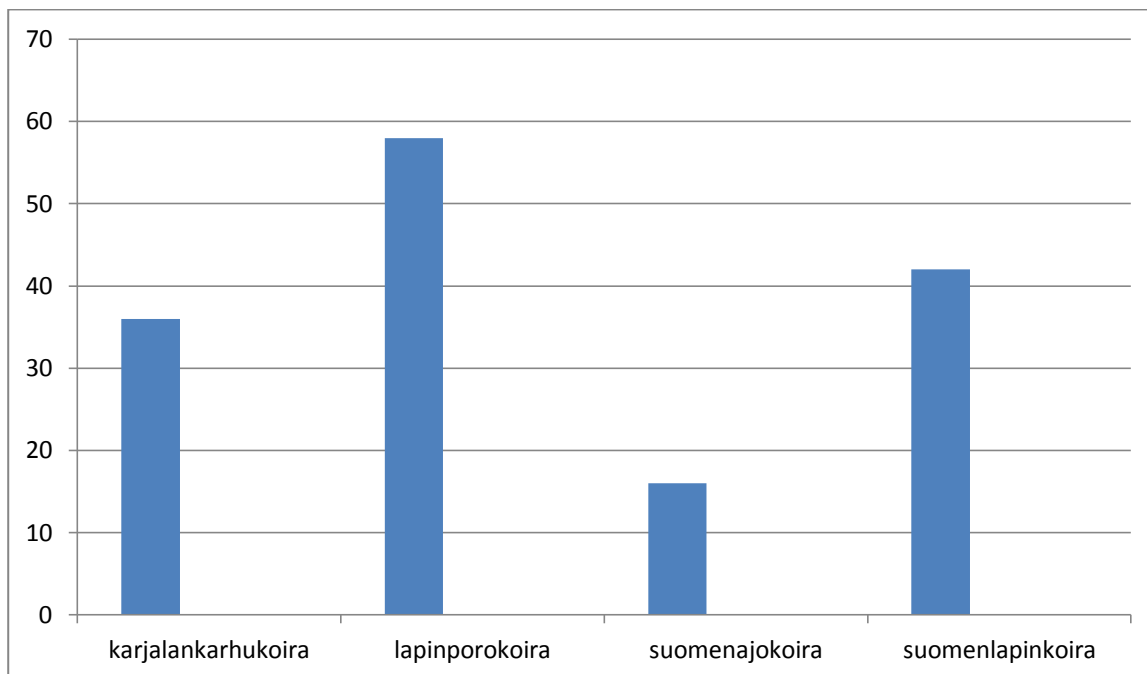
lokus	KK	LAP	SUA	SUL
AHT121	-0,39	-0,25	-0,15	-0,03
AHT137	0,13	-0,54	-0,20	-0,01
AHT171	0,22	-0,20	-0,27	-0,02
AHT260	-0,20	-0,39	0,02	0,21
AHTk211	0,71	0,25	-0,03	-0,24
AHTk253	-0,03	-0,28	0,58	0,001
CXX279	0,00	-0,43	-0,10	0,19
FH2054	0,25	-0,21	-0,39	-0,13
FH2848	-0,10	0,39	-0,05	-0,01
INRA21	-0,11	-0,14	-0,07	-0,04
INU005	0,32	-0,60	-0,16	0,04
INU030	0,41	-0,07	0,22	-0,04
INU055	0,67	-0,39	0,40	-0,08
REN162C04	0,49	-0,28	-0,14	0,03
REN169D01	-0,14	0,41	0,47	0,09
REN169O18	0,27	0,23	-0,10	0,06
REN247M23	0,13	-0,25	0,00	0,14
REN54P11	0,14	0,00	-0,17	0,16
keskiarvo	0,15	-0,15	-0,01	0,018

KK=karjalankarhukoira, LAP=lapinporokoirra, SUA=suomenajokoirra, SUL=suomenlapinkoirra

### 5.3.2 KytKentäepätasapaino

Kytkeytyneitä alleleita oli eniten lapinporokoiralla (58 kpl) ja vähiten suomenajokoiralla (16 kpl) (kuva 2). Kytkeytyneet eli kytKentäepätasapainossa olevat alleelit kertovat populaatiossa tapahtuneesta valinnasta, pullonkauloista ja satunnaisajautumisesta. Tällöin populaation sukusiitosaste on noussut ja monimuotoisuus laskenut (Hartl ja Clark 2007). Lapinporokoiran kohdalla tämä tulos on ristiriidassa Fis-arvojen perusteella saatujen tulosten kanssa, joiden mukaan lapinporokoiraa olisi monimuotoinen rotu. Suomenajokoirien populaatiossa kytKentäepätasapainoon vaikuttavia tekijöitä taas olisi vähiten.

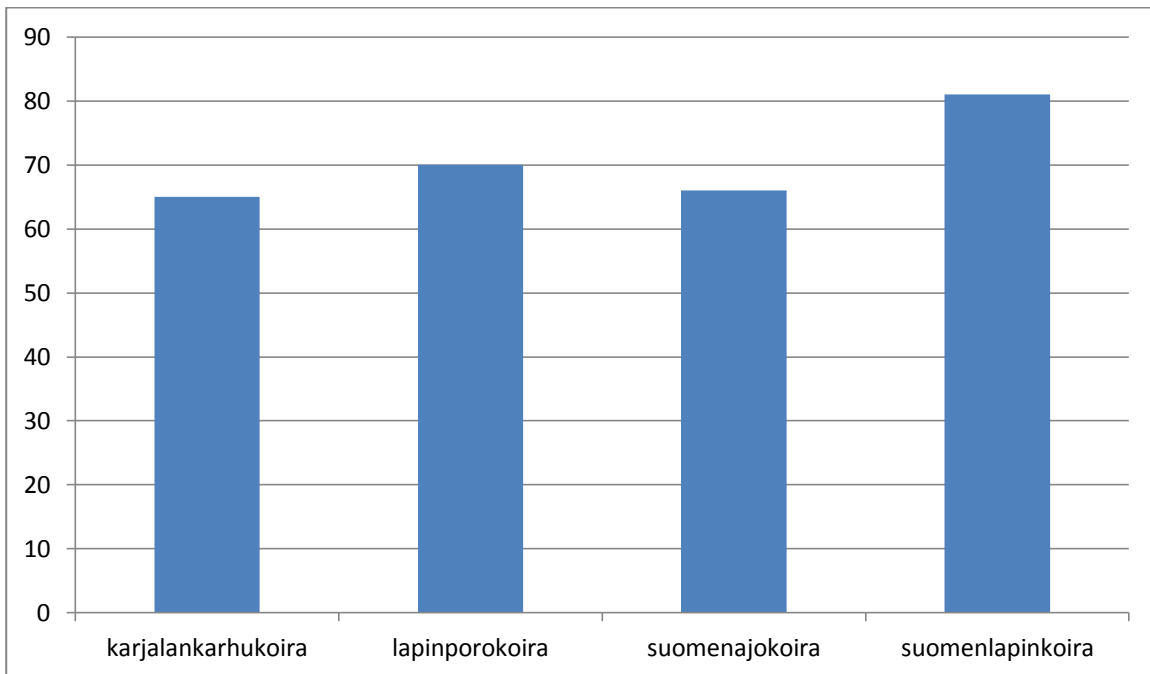
Paakala sai maisterintutkielmassaan (2011) kytKentäepätasapainossa olevien alleelien määräksi 15-94. Sutterin ym. (2004) viiden koirarodun SNP –merkkeihin perustuvassa tutkimuksessa kaikkien rotujen kaikista tutkituista lokuksista 71 % oli kytKentäepätasapainossa.



Kuva 2. Kytkeytyneiden alleelien määrä suomalaisilla roduilla.

### 5.3.3 Teholliset populaatiokoot

Teholliset populaatiokoot vaihtelivat välillä 65-81 (kuva 3). Pienin tehollinen populaatio oli karjalankarhukoiralla ja suurin suomenlapinkoiralla. Kaikki teholliset populaatiokoot olivat viittäkymmentä suurempia, mitä pidetään edellytyksenä sukusiitostaantumien välttämiseksi (Franklin 1980).



Kuva 3. Suomalaisien koirarotujen teholliset populaatiokoot (Nei 1987).

### 5.3.4 Suomalaisten rotujen väliset geneettiset etäisyydet

Tässä tutkimuksessa suomalaisten rotujen  $F_{st}$ -arvot vaihtelivat välillä 0,10-0,20 (taulukko 9).

Etäisyyksien hajonta oli siis pienempää verrattuna Niskasen ym. (2012) tutkimukseen, jossa arvot vaihtelivat välillä 0,02-0,26. Suurin etäisyys oli suomenajokoiran ja karjalankarhukoiran välillä (0,20). Lapinkoirien välinen ero oli pienin (0,10). Tämä arvo oli hieman suurempi, kuin Niskasen ym. (2012) tutkimuksessa saatu tulos lapinkoirien väliselle  $F_{st}$ -arvolle.

Taulukko 9. Suomalaisten rotujen  $F_{st}$ -arvot.

	KK	LAP	SUA
LAP	0,15		
SUA	0,20	0,18	
SUL	0,14	0,10	0,14

KK=karjalankarhukoira, LAP=lapinporokoira, SUA=suomenajokoira, SUL=suomenlapinkoira

Suurin etäisyys Niskasen ym. (2012) tutkimuksessa oli karjalankarhukoiran ja suomenpystykorvan välillä. Pienin etäisyys oli suomenajokoiran ruotsalaisella populaatiolla ja suomenajokoiran norjalaisella populaatiolla. Eri maissa olevien saman rodun populaatioiden välillä oli siis eroja. Tarkasteltaessa vain eri rotujen välisiä eroja, pienin etäisyys oli lapinporokoiran ja suomenlapinkoiran välillä (0,063).

Suomalaisten rotujen  $D_A$ -etäisyyksiä tarkasteltaessa voidaan huomata, että suurin etäisyys on karjalankarhukoiran ja suomenajokoiran välillä (0,47: taulukko 10). Pienin etäisyys on lapinporokoiran ja suomenlapinkoiran välillä (0,27).

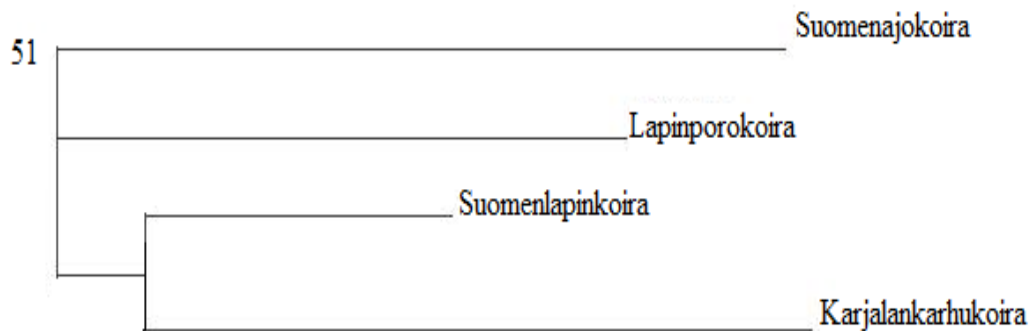
Taulukko 10. Suomalaisten rotujen Nei'n ym. (1983)  $D_A$ -etäisyydet.

	KK	LAP	SUA
LAP	0,41		
SUA	0,47	0,41	
SUL	0,30	0,27	0,33

KK=karjalankarhukoira, LAP=lapinporokoira, SUA=suomenajokoira, SUL=suomenlapinkoira



Nei'n  $D_A$  -etäisyyksiin perustuvasta fylogeneettisessä puussa suomenajokoira ja lapinporokoira ovat omina haarautuminaan ja suomenlapinkoira ja karjalankarhukoira ovat samassa ryhmässä (kuva 4). Tulos on yllättävä, koska voisi olettaa, että lapinkoirat olisivat samassa ryhmässä. Toisaalta tässä tutkimuksessa lapinkoirien otokset olivat hyvin eri kokoiset, mikä voi vaikuttaa tuloksiin ja niiden luotettavuuteen. Tulokset näyttäisivät kuitenkin olevan suuntaa antavia rotujen sijoittumista kuvaavien lukujen perusteella.



Kuva 4. Suomalaisten koirarotujen polveutumista kuvaava puu.

## 5.4 Tulosten tarkastelu aineiston ja rotujen jalostushistorian perusteella

Tässä tutkimuksessa käytetyssä aineistossa oli suhteellisen paljon mukana tuontikoiria, yhteensä 26 % koko aineistosta. Tämä täytyy ottaa huomioon tulosten tarkastelussa. Tuontikoiria on paljon mukana, koska niille halutaan ehkä tavallista useammin tehdä polveutumismääritys.

Lukumääräisesti tuontikoiria oli eniten jackrusselinterrieri-rodussa ( $16/53 = 30\%$ ). Tässä rodussa oli myös 13 rotuunotettua koiraa. Prosentuaalisesti tuontikoiria oli kuitenkin eniten bordercollie-rodussa ( $7/13 = 54\%$ ). Suomenajokoirissa ja karjalankarhukoirissa ei sen sijaan ollut yhtään tuontikoiraa. Tämä onkin oletettavissa, koska kyseiset rodut ovat suomalaisia. Myös uroksia oli narttuja enemmän tässä tutkimuksessa. Jalostukseen käytettäville uroksille halutaan ehkä narttuja yleisemmin tehdä polveutumismääritys. Oman tutkimukseni 41:stä tuontikoirasta uroksia oli 19 ja narttuja 22. Rotukohtaiset otokset olivat kaiken kaikkiaan melko pieniä tässä tutkimuksessa, mikä voi vaikuttaa tuloksiin ja niiden luotettavuuteen. Paakalan maisterintutkielman (2011) aineistosta mukaan otetuilla roduilla sen sijaan oli paljon suuremmat otoskoot. Tutkimuksessa ei ole myöskään eroteltu mahdollisia rotujen sisäisiä linjoja värien tai käyttötarkoitusten perusteella, vaan kaikki rodut on käsitelty yksittäisinä kokonaisuuksina. Tutkimuksen tuloksiin saattaa vaikuttaa myös se, että yksilöt valittiin tarkoituksella eri perheistä ja vältettiin ottamasta mukaan sellaisia yksilöitä, jotka ovat sukua keskenään. Tämän vuoksi monimuotoisuus saattaa näyttää todellisuutta suuremmalta.

Tutkimuksessa nousivat esille suomenlapinkoira suuren geneettisen monimuotoisuutensa vuoksi ja bokseri vähäisen monimuotoisuutensa vuoksi. Niskanen ym. (2012) totesivat tutkimuksessaan, että lappalaisrodut ovat kotimaisista koiraroduista perinnöllisesti monimuotoisimpia. Suomenajokoiria on puolestaan keskitasoa ja karjalankarhukoiria vähiten monimuotoinen. Samansuuntaiset tulokset saatiin myös tässä tutkimuksessa. Yleensä tapahtumat rotujen jalostushistoriassa ja perustajayksilöiden määrä ovat todennäköisesti olleet vaikuttamassa monien rotujen perinnölliseen monimuotoisuuteen.

Amerikanakita sai nykyisen rotunimensä 2005. Tätä ennen rotu tunnettiin nimellä suurijapaninkoira. Rodulla on värikäs historia ja siihen on risteytetty useita eri rotuja, jotta siihen saataisiin haluttuja ominaisuuksia, kuten massakkuutta. Amerikanakitan alkuperäisenä käyttötarkoituksena on ollut muun muassa vartiointi ja koiratappelut. Suomessa amerikanakitalla on melko lyhyt historia ja sen kanta Suomessa on pieni (Suomen amerikanakita ry 2013). Tulosten mukaan amerikanakitalla havaittu heterotsygotia-aste oli suurempi kuin odotettu. Rodussa on siis todennäköisesti onnistuttu välttämään sukusiitosta ja tehollinen populaatiokoko on riittävän suuri.

Lisäksi rodun otoksessa oli mukana paljon tuontikoiria, jotka lisäävät heterotsygotian määrää. Tämä onkin oletettavaa, koska rotuun on sen historiassa sekoittunut paljon muita rotuja. Rodun sijoittuminen polveutumista kuvaavassa puussa aivan alkupäähän oli sen sijaan hieman yllättävä tulos, koska rotu on kuitenkin varsin nuori, vaikka sillä periaatteessa on pitkä historia.

Bokseri polveutuu mannereurooppalaisista, molossityyppisistä koirista, joita käytettiin koira- ja härkätappeluissa sekä sotakoirina. Nykyinen bokserikanta polveutuu todennäköisesti vain muutamasta yksilöstä, jotka olivat suosittuja rodun alkuaikoina (Suomen Bokseriyhdistys ry 2013). Bokserin alleelirikkaus oli pienin kaikista tutkituista roduista, mikä kertoo rodun vähäisestä geneettisestä monimuotoisuudesta. Myös havaittu heterotsygotia-aste oli koko aineiston alhaisin. Bokserilla oli eniten myös suurimpia Fst-arvoja, mikä kertoo rodun olevan geneettisesti ”etäällä” muista roduista.

Bordercollie on vanha englantilainen paimenkoirarotu. Se on yksi vanhimmista alkuperäisistä koiraroduista ja siitä polveutuvat kaikki muut collie-sukuiset rodut. Rodun jalostuksessa keskityttiin aluksi vain sen käyttöominaisuuksiin. Toinen maailmansota ei vaikuttanut maantieteellisistä syistä rodun kantaan samalla tavoin, kuin moneen muuhun rotuun. Suomessa rotu on jakautunut niin sanottuihin näyttely ja työkoira linjoihin, mutta linjoja sekoitetaan myös keskenään (Suomen bordercolliet ja Australian kelpiet ry 2013). Tutkimuksessa saatujen tulosten perusteella bordercollien odotettu ja havaittu heterotsygotia olivat yhtä suuret. Tämä kertoo rodulla olevan suuri tehollinen populaatio ja rodun välttyneen sukusiitokselta. Toisaalta rodun otoksessa oli mukana tuontikoiria (53 % koko otoksesta), jotka lisäävät heterotsygotiaa.

Cairnterrieri on alun perin brittiläinen rotu, jota käytettiin pienpetojen metsästyksessä luolissa ja louhikoissa. Toisaalta jalostusuroksia on melko vähän ja monet niistä ovat keskenään läheistä sukua, mikä saattaa olla uhkana populaation geneettiselle monimuotoisuudelle (Cairnterrierikerho ry 2013). Tutkimuksessa käytetyistä roduista cairnterrierillä oli pienin alleelirikkaus kahdessa yksittäisessä lokuksessa.

Karjalankarhukoiran juuret ovat Karjalassa. Nykyinen kanta on saanut alkunsa 45 yksilöstä, joiden pohjalta jalostustyötä on alettu tekemään (Suomen pystykorvajärjestö 2013). Pieni lähtöpopulaatio onkin noussut rasisiteeksi rodussa. Jalostuksessa on aina kiinnitetty huomiota metsästysominaisuuksiin, mutta varsinkin alussa myös ulkomuoto-ominaisuuksien perusteella on tehty ankaraa karsintaa (Suomen pystykorvajärjestö 2013). Karjalankarhukoiran sukusiittoisuudesta kertoo suomalaisia rotuja vertailtaessa tehty havainto positiivisista Fis-arvoista, joita

karjalankarhukoiralla oli eniten. Karjalankarhukoiralla oli myös pienin tehollinen populaatiokoko tarkasteltaessa suomalaisia rotuja.

Lapinporokoiraa ja suomenlapinkoiraa polveutuvat yhteisistä esivanhemmista, joita on käytetty lapissa porojen paimennuksessa (Lappalaiskoirat ry 2013). Näiden rotujen jalostushistoriassa muun muassa Lapin sota (1944-1927) on pienentänyt kantaa aiheuttaen näin pullonkaulan rodun geeniperimässä. Näissä roduissa on kuitenkin yhä avoimet kantakirjat eli rotuihin voidaan ottaa koiria, joiden vanhemmat eivät ole rekisteröityjä (Lappalaiskoirat ry 2013). Suomenlapinkoiran monimuotoisuudesta kertoo sen suuri alleelirikkaus ja heterotsygotia-aste. Toisaalta suomenlapinkoiralla oli myös ylivoimaisesti suurin otos koko tutkimuksessa. Suomenlapinkoiralla oli suurin tehollinen populaatiokoko tarkasteltaessa vain suomalaisia rotuja. Lapinporokoiralla oli suurin havaittu heterotsygotia-aste ja se oli suurempi, kuin odotettu heterotsygotia-aste. Tämä kertoo rodun perinnöllisestä monimuotoisuudesta. Lapinkoirien läheistä sukulaisuutta todistaa niiden melko pieni etäisyys Fst-arvojen perusteella. Suomenlapinkoiralla oli myös pieni Fst - etäisyys verrattuna muihin rotuihin, mikä kertoo rodun geneettisestä monipuolisuudesta. Tarkasteltaessa vain suomalaisia rotuja, lapinporokoiralla havaittiin eniten negatiivisia Fis- arvoja ja eniten kytkeytyneitä alleleleja. Tämä tulos on hieman ristiriitainen, koska negatiiviset Fis-arvot kertovat geneettisestä monimuotoisuudesta ja kytkeytyneet alleelit puolestaan viittaavat sukusiitokseen.

Sileäkarvainen noutaja on kehitetty Englannissa linnunmetsästykseseen. Rotuun on sekoitettu sen alkuhistoriassa useita muita rotuja parantamaan sen metsästysominaisuuksia. Rotu on geneettisesti pieni populaatio, sillä toinen maailmansota pienensi kantaa tuntuvasti. Tämän jälkeen elvytetty kanta polveutuu vain muutamasta kymmenestä yksilöstä (Suomen sileäkarvaiset noutajat ry 2013). Myös tämän tutkimuksen tulosten perusteella sileäkarvainen noutaja on melko vähän monimuotoinen rotu.

Suomenajokoiraa on maamme suurilukuisin rotu. Maassamme ei alun perin ollut omaa ajokoirakantaa, vaan metsästyksessä käytettiin monen rotuisia koiria ja niiden sekoituksia. Erilaisia ajokoiria tuotiin maahan niin idästä, kuin lännestäkin. Suomenajokoiran hyvät metsästysominaisuudet selittyvät osaksi sillä, että rodun jalostuksessa kiinnitettiin aluksi huomiota nimenomaan metsästysominaisuuksiin eikä ulkonäköön (Suomen ajokoirajärjestö ry 2013). Yksittäisiä lokuksia tarkasteltaessa suomenajokoiralla oli suurin alleelirikkaus yksittäisessä lokuksessa. Odotettu –ja havaittu heterotsygotia olivat samansuuruiset suomenajokoiralla. Tällöin voidaan olettaa rodulla olevan suuri populaatio ja rodun välttyneen sukusiitokselta ja siihen

vaikuttavilta tekijöiltä. Suomenajokoiralla oli myös vähiten kytkeytyneitä alleleja tarkasteltaessa vain suomalaisia rotuja. Niskasen ym. (2012) tutkimuksessa todettiin kuitenkin, että suomenajokoiran perinnöllinen monimuotoisuus on keskitasoa verrattuna muihin tutkittuihin suomalaisiin koirarotuihin. Rodun monimuotoisuutta on vähentänyt esimerkiksi suosittujen siitosurosten käyttö jalostuksessa. Niskasen ym. (2012) mukaan suomenajokoiralla myös homotsygoottien yksilöiden määrä on korkea verrattuna heterotsygootteihin yksilöihin.

Doggi-tyyppisistä koirista on todisteita jo historialliselta ajalta. Tanskandoggi on nimestään huolimatta alun perin saksalainen rotu. Alun perin rotua käytettiin muun muassa villisian metsästyksessä ja sotakoirana. 1800-luvulla mustavalkoiset dogit tunnettiin Etelä-Saksassa nimellä ulmerindoggi ja Pohjois-Saksassa suosittiin vastaavasti sinistä ja keltaista väriä. Myöhemmin eri värien katsottiin edustavan samaa rotua (Suomen Tanskandoggi ry 2013). Tanskandogien alleelirikkaus ja havaittu heterotsygotia olivat keskiarvojen perusteella tarkasteltuna melko suuria. Toisaalta tähän tulokseen saattaa olla vaikuttamassa se, että kaikki värit on käsitelty yhtenä rotuna, vaikka värejä kasvatetaan pääsääntöisesti omina ryhminään. Tässä tutkimuksessa oli mukana koiria väriryhmistä musta ja harlekiini (musta 3 kpl, harlekiini 4 kpl, mantteli 1 kpl) sekä sininen (5kpl).

## 6 JOHTOPÄÄTÖKSET

Kun tutkimuksen tuloksista tehdään johtopäätöksiä, on otettava huomioon aineiston laatu. Aineiston perusteella ei välttämättä voida tehdä luotettavia johtopäätöksiä koirarotujen perinnöllisistä eroista ja rotujen välisistä etäisyyksistä. Aineistossa saattoi olla tuontikoiria mukana enemmän kuin todellisissa populaatioissa, mikä voi lisätä aineiston perusteella todettua geneettistä monimuotoisuutta. Tietoinen sukulaisten jättäminen pois rotuotoksissa voi myös vääristää tilannetta. Lisäksi aineiston rotukohtaiset otokset olivat melko pieniä.

Rotujen jalostushistorialla on todennäköisesti ollut vaikutusta alleelirikkauteen. Esimerkiksi avoin rekisteri lisää geneettistä monimuotoisuutta. Pieni perustajayksilöiden määrä taas voi olla syynä pieneen alleelirikkauteen. Tässä tutkimuksessa saadut alleelirikkaudet olivat samansuuruisia tai pienempiä, kuin muissa tutkimuksissa saadut tulokset.

Heterotsygotia-asteita tarkasteltaessa havaittiin, että odotetut arvot ovat yleensä havaittuja arvoja suurempia. Koirarotujen kohdalla tämä on odotettava tulos, koska rodut ovat erillisiä, usein pieniä populaatioita, joissa voi esiintyä sukusiitosta. Tässä tutkimuksessa saadut heterotsygotia-asteet

olivat samansuuntaisia, kuin muissa tutkimuksissa saadut tulokset. Hardyn-Weinbergin tasapainotilan todettiin toteutuvan kaikissa mikrosatelliittilokuksissa kaikilla roduilla. Tähän tulokseen on todennäköisesti vaikuttanut rotuotosten valinta.

Rotujen väliset geneettiset etäisyydet vaihtelivat paljon. Fst -arvot olivat melko pieniä, mistä voidaan päätellä että suurin osa tutkimuksessa mukana olleiden koirarotujen välisestä muuntelusta on yksilöiden välistä. Rotujen väliset geneettiset etäisyydet eivät olleet erityisen lyhyitä FCI:n roturyhmien sisällä. Fst -arvot olivat tässä tutkimuksessa saatujen tulosten mukaan samansuuruisia, kuin aikaisemmissa tutkimuksissa. Nei`n D<sub>A</sub> -etäisyyksien arvot olivat melko samanlaisia tai hieman pienempiä kuin muissa tutkimuksissa saadut tulokset.

Dendrogrammin luotettavuutta kuvaavat bootstrap-arvot olivat alhaisia. Pienet bootstrap-arvot kertovat puun yleisestä epävarmuudesta, joka johtuu todennäköisesti aineiston laadusta. Puusta havaittuihin tuloksiin tulee tällöin suhtautua kriittisesti.

Suomalaisia rotuja tarkasteltaessa Fis-arvojen perusteella karjalankarhukoira olisi sukusiittoisin. Sukusiittoisuuteen vaikuttaa todennäköisesti se, että rodulla on ollut pieni perustajapopulaatio, jonka yksilöt ovat mahdollisesti olleet sukua toisilleen. Rodussa on myös rodun alkuaikoina tehty ankaraa valintaa ulkonäön perusteella. Lisäksi rodussa on suosittu tiettyjä menestyneitä jalostusuroksia. Lapinporokoira olisi puolestaan heterotsygoottisin suomalaisista koiraroduista. Lapinporokoiralla on avoin rekisteri, mikä lisää rodun monimuotoisuutta. Tämän tutkimuksen Fis-arvot olivat melko samansuuntaisia, kuin muissa tutkimuksissa saadut Fis-arvot.

Suomalaisten koirarotujen kytkentäepätasapainossa olevia alleeleja tarkastelemalla voidaan todeta, että lapinporokoirien populaatiossa olisi tapahtunut eniten kytkentäepätasapainoa lisääviä tekijöitä. Tämä on hieman ristiriitainen tulos Fis-arvo tuloksiin verrattuna, koska niiden perusteella lapinporokoira olisi monimuotoinen rotu.

Suomenlapinkoiran suureen teholliseen populaatiokokoon on todennäköisesti vaikuttanut rodun avoin rekisteri. Suomalaisissa roduissa monimuotoisuuden vähäisyys saattaa selittyä sillä, että näitä rotuja on enimmäkseen vain Suomessa. Tällöin ei saada uutta perimäainesta ulkomailta, kuten monen muun rodun kohdalla. Suomessa arvostetaan myös hyviä metsästyskoiria, jolloin jalostuksessa suositaan metsästyskokeissa hyvin menestyneitä yksilöitä.

Koirarodut ovat pieniä, yleensä suljettuja populaatiota, joissa voi tällöin tapahtua helposti perinnöllisen monimuotoisuuden vähenemistä. Perinnöllisesti monimuotoisten rotujen välillä geneettiset erot olivat pienemmät ja vähemmän monimuotoisissa roduissa erot olivat suuremmat

muihin rotuihin nähden. Suomalaisista roduista erityisesti lapinkoirat ovat melko monimuotoisia rotuja. Koirarotuja on paljon ja monissa roduissa on jakaannuttu vielä pienempiin ryhmiin esimerkiksi värin, turkinlaadun tai käyttötarkoituksen suhteen. On kyseenalaista tarvitaanko oikeasti näin monia rotuja. Rotujen perinnöllisen monimuotoisuuden säilyttämiseen olisikin kiinnitettävä enemmän huomiota.

## **KIITOKSET**

Kiitos Finnzymes Oy:lle tutkimukseni aineistosta ja kiitos myös yliopistonlehtori Marjatta Säisälle ja yliopistonlehtori Kari Elolle työni ohjauksesta.

## LÄHTEET

- Björnerfeldt, S. 2007. Consequences of the Domestication of Man's Best Friend, The Dog. Digital Comprehensive Summaries of Uppsala Dissertations. from the Faculty of Science and Technology 289. 64 s.
- Breen, M., Jouquand, S., Renier, C., Mellersh, C.S., Hitte, C., Holmes, N.G., Cheron, A., Suter, N., Vignaux, F., Bristow, A.E., Priat, C., McCann, E., Andre, C., Boundy, S., Gitsham, P., Thomas, R., Bridge, W.L., Spriggs, H.F., Ryder, E.J., Curson, A., Sampson, J., Ostrander, E.A., Binns, M.M. & Galibert, F. 2001. Chromosome-specific single-locus FISH probes allow anchorage of an 1800-marker integrated radiation-hybrid/linkage map of the domestic dog genome to all chromosomes. *Genome Research* 11: 1784-1795.
- Brown, T.A. 1999. Genomes. 1. painos. BIOS Scientific Publisher Ltd., Oxford, UK. s.472.
- Cairnterrierikerho ry 2013. Jalostuksen tavoiteohjelma. <http://www.cairnterrieri.fi/?id=7F93836D-B7A24E0FA780-5283BCB933C7>. Viitattu 18.2.2013.
- Calboli, F.C.F., Sampson, J., Fretwell, N. & Balding, D.J. 2008. Population structure and inbreeding from pedigree analysis of purebred dogs. *Genetics* 179: 593-601.
- Efron, B. 1982. The jackknife, the bootstrap and other resampling plans. Regional conference series in applied mathematics. No 38.
- El Mousadik, A. & Petit, R.J. 1996. High level of genetic differentiation for allelic richness among populations of the argan tree (*Argania spinosa* (L) Skeels) endemic to Morocco. *Theoretical and Applied Genetics* 92: 832-839.
- Excoffier, L. & Lischer, H.E.L. 2010. Arlequin suite ver 3.5: a new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. *Molecular Ecology Resources* 10: 564-567.
- Felsenstein, J. 1985. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution* 39: 783-791.
- Francisco, L.V., Langston, A.A., Mellersh, C.S., Neal, C.L. & Ostrander, E.A. 1996. A class of highly polymorphic tetranucleotide repeats for canine genetic mapping. *Mammalian Genome* 7: 359-362.
- Frankham, R., Ballou, J.D. & Briscoe, D.A. 2002. Introduction to Conservation Genetics. Cambridge University Press, Cambridge, UK. s.617.
- Franklin, I.R. 1980. Conservation Biology: An Evolutionary-Ecological Perspective. Toim.: M.E.W. Soule B.A. Sinauer. Sunderland, MA, USA. s.135-150.
- Goldstein, D.B. & Schlötterer, C. 1999. Microsatellites Evolution and Applications. 1. painos. Oxford University Press, New York, USA. s. 352.
- Goudet, J. 1995. FSTAT (Version 1.2): A computer program to calculate F-statistics. *Journal of Heredity* 86: 485-486.
- Guo, S.W. & Thompson, E.A. 1992. Performing the exact test of Hardy-Weinberg proportion for multiple alleles. *Biometrics* 48: 361-372.



- Hancock, J.M. 1995. The contribution of slippage-like processes to genome evolution. *Journal of Molecular Evolution* 41: 1038-1047.
- Hardy, G.H. 1908. Mendelian proportions in a mixed population. *Science* 28: 49-50.
- Hartl, D.L. & Clark, A.G. 2007. *Principles of Population Genetics*. 4. painos. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, MA, USA. s. 652.
- Hill, W.G. 1974. Estimation of linkage disequilibrium in randomly mating populations. *Heredity* 33: 229-239.
- Holmes, N.G., Dickens, H.F., Parker, H.L., Binns, M.M., Mellersh, C.S. & Sampson, J. 1995. 18 Canine Microsatellites. *Animal Genetics* 26: 132-133.
- Hurlbert, S.H. 1971. Nonconcept of species diversity - critique and alternative parameters. *Ecology* 52: 577-586.
- Irion, D.N., Schaffer, A.L., Famula, T.R., Eggleston, M.L., Hughes, S.S. & Pedersen, N.C. 2003. Analysis of Genetic Variation in 28 Dog Breed Populations With 100 Microsatellite Markers. *Journal of Heredity* 94: 81-87.
- Kalinowski, S.T. 2002. Evolutionary and statistical properties of three genetic distances. *Molecular Ecology* 11: 1263-1273.
- Kang, B.T., Kim, K.S., Min, M.S., Chae, Y.J., Kang, J.W., Yoon, J., Choi, J., Seong, J.K., Park, H.C., An, J., Lee, M.H., Park, H.M. & Lee, H. 2009. Microsatellite loci analysis for the genetic variability and the parentage test of five dog breeds in South Korea. *Genes & Genetic Systems* 84: 245-251.
- Karlsson, E.K. & Lindblad-Toh, K. 2008. Leader of the pack: gene mapping in dogs and other model organisms. *Nature Reviews Genetics* 9: 713-725.
- Kim, K.S., Tanabe, Y., Park, C.K. & Ha, J.H. 2000. Genetic Variability in East Asian Dogs Using Microsatellite Loci Analysis. *Journal of Heredity* 5: 398-403.
- Kropatsch, R., Streitberger, K., Schulte-Middelmann, T., Dekomien, G. & Epplen, J.T. 2010. On ancestors of dog breeds with focus on weimaraner hunting dogs. *Journal of Animal Breeding and Genetics* 128: 64-72.
- Lande, R. 1995. Mutation and Conservation. *Conservation Biology* 9: 782-791.
- Lappalaishoira ry. 2013. Lapinporokoira ja suomenlapinkoira jalostuksen tavoiteohjelma. <http://www.lappalaishoira.fi/jalostus/tavoiteohjelma/lpk.pdf>. Viitattu 9.2.2013.
- Leroy, G., Verrier, E., Meriaux, J. C. & Rognon, X. 2009. Genetic diversity of dog breeds: within-breed diversity comparing genealogical and molecular data. *Animal Genetics* 40: 323-332.
- Lesk, A.M. 2007. *Introduction to Genomics*. Oxford University Press, cop., Oxford, New York, NY, USA.
- Litt, M. & Luty, J. A. 1989. A hypervariable microsatellite revealed by in vitro amplification of a dinucleotide repeat within the cardiac muscle actin gene. *American Journal of Human Genetics* 44: 397-401.

- Mariat, D., Kessler, J.L., Vaiman, D. & Panthier, J.J. 1996. Polymorphism characterization of five canine microsatellites. *Animal Genetics* 27: 434-435.
- Mellersh, C.S., Hitte, C., Richman, M., Vignaux, F., Priat, C., Jouquand, S., Werner, P., André, C., DeRose, S., Patterson, D.F., Ostrander, E.A., Galibert, F. 2000. An integrated linkage-radiation hybrid map of the canine genome. *Mammalian Genome* 11: 120-130.
- Morera, L., Barba, C. J., Garrido, J.J., Barbancho, M. & de Andrés, D.F. 1999. Genetic Variation Detected by Microsatellites in Five Spanish Dog Breeds. *The Journal of Heredity* 6: 654-667.
- Nei, M. 1973. Analysis of Gene Diversity in Subdivided Populations. *National Academy of Sciences, USA* 12: 3321-3323.
- Nei, M. 1978. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics* 89: 583-590.
- Nei, M. 1987. *Molecular Evolutionary Genetics*. 1. painos. Columbia University Press, New York, USA. s. 512.
- Nei, M., Tajima, F. & Tateno, Y. 1983. Accuracy of estimated phylogenetic trees from molecular data. *Journal of Molecular Evolution* 19: 153-170.
- Niskanen, A., Ritala, M., Aspi, J. & Lohi, H. 2012. Suomalaisten koirarotujen perinnöllinen monimuotoisuus tutkittiin, geenit paljastavat odottamattomia kytköksiä ja rikkovat ennakkoletuksia. *Koiramme* 12: 89-98.
- Ostrander, E.A. & Kruglyak, L. 2000. Unleashing the canine genome. *Genome Research* 10:1271-1274.
- Ostrander, E.A., Sprague, G.F. & Rine, J. 1993. Identification and characterization of dinucleotide repeat (CA)<sub>n</sub> markers for genetic-mapping in dog. *Genomics* 16: 207-213.
- Ostrander, E.A. & Wayne, R.K. 2005. The canine genome. *Genome Research* 15: 1706-1716.
- Ota, T. 1993. Program DISPAN: genetic distance and phylogenetic analysis.
- Paakala, E. 2011. Kymmenen koirarodun perinnöllinen monimuotoisuus. *Maisterintutkielma. Helsingin yliopisto, Maataloustieteiden laitos*. 81 s.
- Parker, H.G., Kim, L.V., Sutter, N.B., Carlson, S., Lorentzen, T.D., Malek, T.B., Johnson, G.S., DeFrance, H.B., Ostrander, E.A. & Kruglyag, L. 2004. Genetic Structure of the Purebred Domestic Dog. *Science* 304: 1160-1164.
- Parker, H.G., Shearin, A.L. & Ostrander, E.A. 2010. Man's Best Friend Becomes Biology's Best in Show: Genome Analyses in the Domestic Dog. *Annual Review of Genetics* 44: 309-336.
- Parra, D., Mendéz, S., Cañón, J. & Dunner, S. 2008. Genetic differentiation in pointing dog breeds inferred from microsatellites and mitochondrial DNA sequence. *Animal Genetics* 39: 1-7.
- Price, E.O. 2002. Artificial selection. *Animal domestication and behavior*. CABI Publishing series. 297 p.
- Raymond, M. & Rousset, F. 1995. GENEPOP (version 1.2): population genetics software for exact tests and ecumenicism. *Journal of Heredity* 86: 248-249.

- Saitou, N. & Nei, M. 1987. The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees. *Molecular Biology and Evolution* 4: 406-425.
- Shah, T.M., Patel, J.S., Bhong, C.D., Doiphode, A., Umrikar, U.D., Parmar, S.S., Rank, D.N., Solanki, J.V. & Joshi, C.G. 2013. Evaluation of genetic diversity and population structure of West-Central Indian cattle breeds. *Animal Genetics* 44: 442-445.
- Sidak, Z. 1967. Rectangular confidence regions for the means of multivariate normal distributions. *Journal of the American Statistical Association* 62: 626-633.
- Slatkin, M. & Excoffier, L. 1996. Testing for linkage disequilibrium in genotypic data using the EM algorithm. *Heredity* 76: 377-383.
- Suomen ajokoirajärjestö ry. 2013. Suomenajokoiran jalostuksen tavoiteohjelma. [http://www.ajokoirajarjesto.fi/ajokoirista/jalostuksen\\_tavoiteohjelmat/JTO\\_suomenajok.pdf](http://www.ajokoirajarjesto.fi/ajokoirista/jalostuksen_tavoiteohjelmat/JTO_suomenajok.pdf). Viitattu 9.2.2013.
- Suomen Amerikanakita ry. 2013. Jalostuksen tavoiteohjelma. [http://www.amerikanakita.fi/index\\_fin.htm](http://www.amerikanakita.fi/index_fin.htm). Viitattu 17.2.2013.
- Suomen Bokseriyhdistys ry. 2013. Jalostuksen tavoiteohjelma. [http://files.kotisivukone.com/sby.kotisivukone.com/jalostus/sby\\_jto\\_vuosille\\_2012-2016.pdf](http://files.kotisivukone.com/sby.kotisivukone.com/jalostus/sby_jto_vuosille_2012-2016.pdf). Viitattu 17.2.2013.
- Suomen bordercolliet ja Australian kelpiet ry. 2013. Bordercollien jalostuksen tavoiteohjelma. [http://www.sbcak.fi/docs/Bordercollie\\_JTO.pdf](http://www.sbcak.fi/docs/Bordercollie_JTO.pdf). Viitattu 18.2.2013.
- Suomen Kennelliitto ry. 2013. Kotimaiset rodut. <http://www.kennelliitto.fi/FI/kennelliitto/kotimaisetrodut/etusivu.htm>. Viitattu 9.2.2013.
- Suomen pystykorvajärjestö 2013. Karjalankarhukoiran jalostuksen tavoiteohjelma. <http://www.spj.fi/binary/file/-/id/97/fid/406/>. Viitattu 17.2.2013.
- Suomen sileäkarvaiset noutajat ry. 2013. Jalostuksen tavoiteohjelma. [http://www.flatti.net/jalostus/Flatti\\_JTO\\_2011-2015.pdf](http://www.flatti.net/jalostus/Flatti_JTO_2011-2015.pdf). Viitattu 17.2.2013.
- Suomen Tanskandoggi ry. 2013. Jalostuksen tavoiteohjelma. [http://www.greatdane.fi/pdf/STD\\_JTO\\_2012-2016.pdf](http://www.greatdane.fi/pdf/STD_JTO_2012-2016.pdf). Viitattu 17.2.2013.
- Sutter, N.B., Eberle, M.A., Parker, H.G., Pullar, B.J., Kirkness, E.F., Kruglyak, L. & Ostrander, E.A. 2004. Extensive and breed-specific linkage disequilibrium in *Canis familiaris*. *Genome Research* 14: 2388-2396.
- Takezaki, N. & Nei, M. 1996. Genetic distances and reconstruction of phylogenetic trees from microsatellite DNA. *Genetics* 144: 389-399.
- Valle, G. 1993. TA-repeat microsatellites are closely associated with ARS consensus sequences in yeast chromosome III. *Yeast* 7: 753-759.
- Vila, C., Maldonado, J.E. & Wayne, R.K. 1999. Phylogenetic relationships, evolution and genetic diversity of the domestic dog. *Journal of Heredity* 90: 71-77.
- Vilà, C., Leonard, J.A., Beilharz, R., Boitani, L., Bubna-Littitz, H., Ciucci, P., Feddersen-Petersen, D.U., Hedhammar, Å., Hultin-Jäderlund, K., Jazin, E., Jensen, P., Miklósi, Á., Mugford,

- R.A., Ortolani, A., Reid, P., Savolainen, P., Svartberg, K., Tedford, R.H. & Wang, X. 2007. *Behavioural Biology of Dogs*, 1. painos. Edited by Per Jensen. IFM Biology. Linköping University. Sweden.
- von Holdt, B.M., Pollinger, J.P., Lohmueller, K.E., Han, E., Parker, H.G., Quignon, P., Degenhardt, J.D., Boyko, A.R., Earl, D.A., Auton, A., Reynolds, A., Bryc, K., Brisbin, A., Knowles, J.C., Mosher, D.S., Spady, T.C., Elkahoul, A., Geffen, E., Pilot, M., Jedrzejewski, W., Greco, C., Randi, E., Bannasch, D., Wilton, A., Shearman, J., Musiani, M., Cargill, M., Jones, P.G., Qian, Z., Huang, W., Ding, Z-L., Zhang, Y-P., Bustamante, C.D., Ostrander, E.A., Novembre, J. & Wayne, R.K. 2010. Genome-wide SNP and haplotype analyses reveal a rich history underlying dog domestication. *Nature* 464: 898-902.
- Weber, J.L. & Wong, C. 1993. Mutation of human short tandem repeats. Teoksessa: Goldstein, D.B. & Schlötterer, C. (toim.). *Microsatellites Evolution and Applications*. 1. painos. Oxford University Press, New York, USA. s. 352.
- Webster, M.T. & Karlsson, E.K. 2009. Evolution of the Dog Genome. *Encyclopedia of Life Sciences*. John Wiley & Sons, Ltd.
- Weinberg, W. 1908. Über den Nachweis der Vererbung beim Menschen. *Jahreshefte des Vereins für Vaterländische Naturkunde in Württemberg* 64: 357-365.
- Weir, B.S. & Cockerham, C.C. 1984. Estimating F-Statistics for the analysis of population-structure. *Evolution* 38: 1358-1370.
- Wright, S. 1965. The interpretation of population-structure by F-statistics with special regard to systems of mating. *Evolution* 19: 395-420.